annales de l'amélioration des plantes

MINISTÈRE DE L'AGRICULTURE
I. N. R. A.
Centre de Recherches de RENNES
STATION D'AMÉLIORATION DES PLANTES
B.P. 29 - 35650 LE RHEU
Tél. : (99) 00.71.92

Bimestriel

1978

Vol. 28 - N° 1

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

Reproduction, même partielle, interdite sans autorisation des auteurs
et de l'Institut national de la Recherche agronomique
à l'exception des résumés

Ann. Amélior. Plantes, 1978, **28** (1), 1-9.

L'apomixie gamétophytique chez les Graminées et son utilisation en Amélioration des Plantes

Y. SAVIDAN

Office de la Recherche scientifique et technique d'Outre-Mer,
Centre d'Adiopodoume, PB V 51 *Abidjan*,
République de Côte d'Ivoire

Résumé

L'apomixie gamétophytique est un mode de reproduction très fréquent chez les végétaux, et il présente l'avantage majeur d'associer la fixation indéfinie d'une vigueur hybride à la propagation par graines. Malgré cela, fort peu de recherches sont initiées aujourd'hui sur ce sujet : l'apomixie gamétophytique est généralement considérée comme un caractère à déterminisme génétique très complexe.

En fait, les graminées des zones tropicales et intertropicales qui constituent la sous-famille des Panicoïdées, semblent faire exception à cette règle. Dans tous les cas étudiés jusqu'ici, le déterminisme génétique de leur apomixie gamétophytique (aposporie) paraît très simple, de type mono- ou digénique.

Panicum maximum est présenté ici comme un exemple de ce qui peut être fait pour utiliser l'apomixie de ces plantes, chez lesquelles la sexualité n'est que très rarement observée (*Panicum* constitue ce qu'on appelle un complexe agamique). Des croisements successifs avec des apomictiques différents, utilisés comme parents mâles, conduisent à de nouvelles variétés, qui associent des qualités de leurs différents géniteurs. Un programme d'amélioration génétique similaire a été réalisé dans le genre *Cenchrus*, où l'apomixie est de nature obligatoire. Le fait que chez *Panicum* l'apomixie soit facultative n'est pas un obstacle à son utilisation car la grande majorité des hybrides apomictiques obtenus ont un taux de sexualité résiduelle nul ou quasiment nul.

Chez toutes les graminées sexuées qui possèdent des formes aposporiques dans leurs pools géniques primaire ou secondaire, l'utilisation de ce mode de reproduction paraît envisageable.

On doit maintenant reconsidérer la place des recherches visant à utiliser l'apomixie en amélioration des plantes.

L'amélioration des plantes fait souvent appel à des modifications de modes de reproduction : passage de l'autogamie à l'allogamie (en utilisant la stérilité mâle et pour exploiter l'hétérosis), et à l'inverse, de l'autoincompatibilité à l'autocompatibilité (pour fabriquer des lignées et permettre une analyse génétique). Le passage de l'allogamie à l'apomixie permet d'associer la fixation indéfinie d'une vigueur hybride à la propagation par graines. Jusqu'ici cette voie n'a été que fort peu utilisée et l'exploitation du jeu de la sexualité et de l'apomixie reste encore une perspective d'avenir.

L'obstacle à l'utilisation de l'apomixie en amélioration des plantes n'est pas dans la rareté de ce mode de reproduction. De très nombreuses plantes utiles se reproduisent par voie de graines apomictiques. L'apomixie est généralement considérée comme un caractère à déterminisme génétique très complexe (STEBBINS, 1950). Plus que toute autre, cette affirmation constitue un frein non négligeable à l'initiation de nouvelles recherches.

Les complexes agamiques définis par BABCOCK et STEBBINS (1938) associent des types diploïdes sexués et des types polyploïdes apomictiques ayant conservé une parfaite intercompatibilité de fonctionnement : les croisements sexués *x* apomictiques sont toujours réalisables et produisent des hybrides fertiles. Ces groupes constituent un matériel de choix pour une étude approfondie des relations entre ces deux modes de reproduction et des possibilités d'utilisation de l'apomixie.

L'apomixie gamétophytique

Le terme apomixie a été longtemps utilisé pour décrire l'ensemble des modes de reproduction asexuée, multiplication végétative incluse (STEBBINS, 1950). Aujourd'hui on limite généralement l'apomixie aux modes de reproduction asexuée par voie de graines. Sauf dans les cas d'embryonie adventice, il y a passage par un stade gamétophytique non réduit. La figure 1, inspirée de GUSTAFFSON (1946) et STEBBINS (1950), présente les différents types d'apomixie gamétophytique.

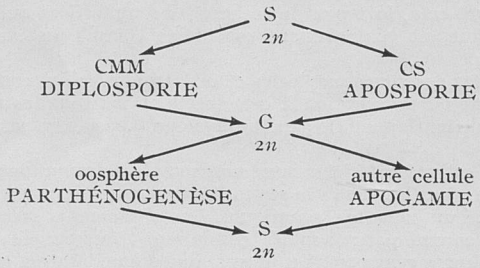


FIG. 1. — *Les différents types d'apomixie gamétophytique*, d'après GUSTAFFSON et STEBBINS. CMM : *cellule mère de la mégaspore*; CS : *cellule somatique*; S : *sporophyte*; G : *gamétophyte* (*sac embryonnaire*).

Chez les plantes aposporiques, le sac embryonnaire non réduit a pour origine une cellule somatique appartenant au nucelle ou au tégument interne de l'ovule. Il s'agit d'une cellule archésporiale issue d'une méiose si modifiée que la réduction chromatique n'a pas lieu dans les cas de diplosporie. C'est ensuite l'oosphère (parthénogenèse) ou une quelconque autre cellule du sac embryonnaire (apogamie) qui donne naissance à l'embryon sans fécondation. Le pollen peut toutefois jouer un rôle initiateur dans le développement de l'embryon et l'albumen est souvent triploïde, suite à la fécondation du ou des noyaux polaires (pseudogamie).

L'apomixie est dite obligatoire quand la descendance par graines est parfaitement homogène et de phénotype parental. Chez les apomictiques facultatifs subsiste une certaine sexualité résiduelle, ce qui se traduit dans les descendances par l'apparition de plantes d'un phénotype différent de celui de la plante mère, et qu'on appelle des hors-types.

L'aposporie des graminées

Le type d'apomixie le plus fréquemment rencontré chez les Graminées est l'aposporie. C'est une caractéristique des Paniceae et des Andropogoneae. Dans les espèces de ces deux tribus (tabl. 1) les sacs embryonnaires aposporiques ont généralement quatre noyaux à maturité : une oosphère, deux synergides et un

TABLEAU I

Classification des Graminées d'après L. EMBERGER (1960).
Les points indiquent les genres dans lesquels des études sur l'hérédité de l'apomixie ont été réalisées ou sont en cours

Sous-familles	Tribus	Genres	
1° *Bambusoidées*		*Bambusa*	
2° *Festucoidées*	Hordées	*Lolium*	
		Agropyrum	
		Secale	
		Triticum	BLÉ
		Hordeum	
	Avenées	*Avena*	
	Festucées	● *Poa*	
		Dactylis	
		Festuca	
		Bromus	
	Agrostidées	*Stipa*	
		Phleum	
		Agrostis	
3° *Panicoidées*	Panicées	*Brachiaria*	
		Melinis	
		● *Panicum*	
		● *Paspalum*	
		● *Pennisetum*	MIL
		Setaria	
	Andropogonées	*Andropogon*	
		● *Bothriochloa*	
		● *Dichanthium*	
		Heteropogon	
		Saccharum	
		Sorghum	SORGHO
	Maydées	*Coix*	
		● *Tripsacum*	
		Zea	MAIS
	Chloridées	*Chloris*	
		Cynodon	
		Eleusine	
	Eragrostées	● *Eragrostis*	
Tribu isolée	Oryzées	*Oryza*	RIZ

unique noyau polaire (Brown et Emery, 1958). Chez les apomictiques facultatifs, les sacs embryonnaires sont alors de deux types (fig. 2), les sacs aposporiques ayant quatre noyaux et les sacs d'origine sexuée étant du type *Polygonum* classique, à huit noyaux (ou quelquefois plus lorsque les antipodes sont en nombre supérieur à trois).

Les apomictiques facultatifs possèdent ainsi généralement trois types d'ovules : des ovules à sac unique d'origine sexuée, des ovules à sac unique apomictique et des ovules à sacs multiples, plusieurs cellules somatiques pouvant se diviser simultanément et donner naissance à un gamétophyte non réduit.

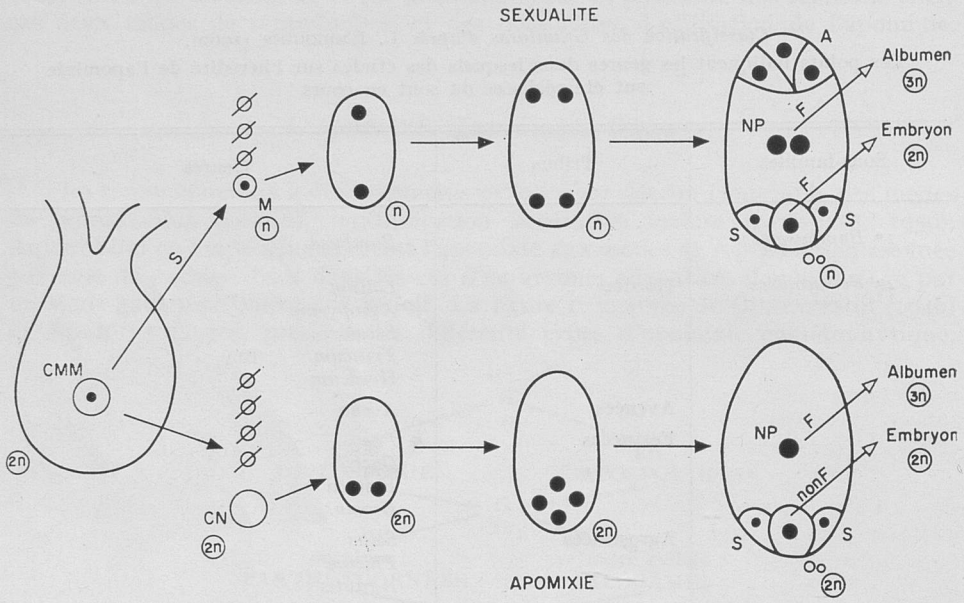


Fig. 2. — *L'apomixie facultative chez une Panicoideae :* Panicum maximum
A : antipodes, CMM : cellule mère de la mégaspore, CN : cellule du nucelle.
M : mégaspore, NP : noyau polaire, *Oo* oosphère, S : synergides.

Chez les complexes agamiques dans lesquels les formes aposporiques sont de type obligatoire, l'observation d'un très petit nombre de sacs embryonnaires permet de déterminer la nature sexuée (sacs à 8) ou apomictique (sacs à 4) d'une plante considérée. Ce qui peut être confirmé par l'hétérogénéité ou l'homogénéité de la descendance.

Chez les complexes agamiques qui possèdent des formes apomictiques facultatives, une plante est apomictique si elle possède des sacs à 4 noyaux. Mais le taux de sexualité — taux de sacs à 8 — est important, en ce qu'il détermine le degré d'hétérogénéité de la descendance et donc les possibilités d'utilisation de la plante.

L'étude des apomictiques facultatifs suppose le choix d'un critère de sexualité. L'utilisation du dimorphisme gamétophytique est tentante, mais les techniques cytologiques classiques sont un facteur limitant. De plus le taux de sexualité indiqué par l'analyse des sacs embryonnaires ne correspond généralement pas avec la sexualité telle qu'on l'observe au champ, le taux de types aberrants ou hors-

types étant souvent très inférieur au taux d'ovules à sac embryonnaire sexué. Si notre choix se porte par contre sur l'utilisation de la sexualité au champ, c'est l'espace disponible qui devient très vite un facteur limitant.

Chez *Panicum maximum*, la mise au point d'une technique cytologique rapide (HERR, 1971; SAVIDAN, 1975) nous a conduit à utiliser préférentiellement le critère cytologique, en effectuant des contrôles réguliers sur les descendances. La différence entre le taux de sexualité cytologique et le taux de hors-types n'est pas un obstacle à l'usage de ce critère. Les hors-types résultent d'une autopollinisation (ou d'une pollinisation par une plante sœur voisine, génétiquement identique) chez une plante allogame lorsqu'elle fonctionne de manière sexuée. Ils subissent une contre-sélection sévère sur la vigueur, contre-sélection qui s'exprime à la germination, mais aussi et surtout au repiquage. Dans le cas de la variété « Common Guinea », le taux de sexualité cytologique étant de 22,6 p. cent, le taux de hors-types après germination en boîtes de Petri, repiquage en pots puis au champ, n'est que de 4,0 p. cent. Si les graines sont mises à germer directement en terre et que l'on observe le taux de hors-types à deux mois sans avoir procédé à aucun repiquage, celui-ci est alors de 15,5 p. cent (sur 478 plantes obtenues à partir de graines germant à 50 p. cent).

Déterminisme génétique et manipulation du caractère

Le déterminisme génétique de l'apomixie est certainement complexe dans la plupart des cas. Selon STEBBINS (1950), on ne peut trouver de déterminisme simple que dans les cas d'embryonie adventice ou de multiplication végétative.

Les études réalisées depuis les années 60 sur quelques graminées : *Paspalum notatum* (BURTON et FORBES, 1960), le complexe *Bothriochloa-Dichanthium* (HARLAN *et al.*, 1964), *Cenchrus* (*Pennisetum*) *ciliaris* (TALIAFERRO et BASHAW, 1966; READ et BASHAW, 1969) et *Eragrostis curvula* (VOIGT et BASHAW, 1972), bien que souvent trop incomplètes pour prétendre préciser la nature exacte du déterminisme (mono- ou digénique) permettent du moins de reconsidérer les possibilités de l'utilisation pratique de l'apomixie de ces plantes.

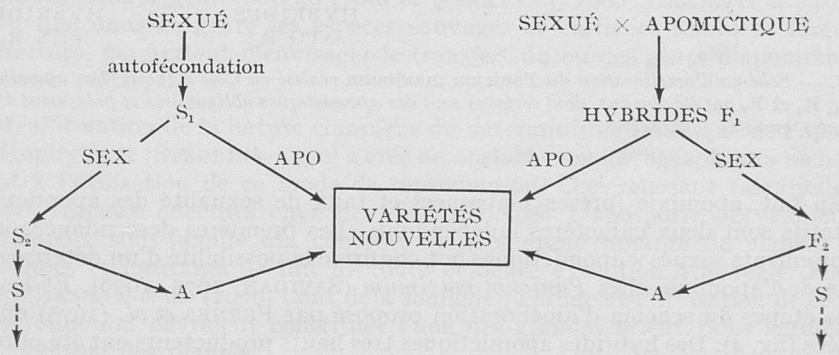


FIG. 3. — *Schéma d'amélioration utilisé dans le genre* Cenchrus *par l'équipe de* BASHAW *(1975). Les types sexués — hétérozygotes — peuvent donner des descendants apomictiques en autofécondation. Ces mêmes plantes, croisées par un apomictique (la méiose mâle est normale) donnent une descendance où les hybrides sexués et les hybrides apomictiques ségrègent dans le rapport 1 : 1* (READ et BASHAW 1969).

Parmi toutes les plantes apomictiques étudiées jusqu'ici, les Panicoideae aposporiques constituent une exception aux conséquences pratiques importantes.

C'est dans le genre *Cenchrus* que le premier programme d'amélioration génétique semble avoir été mené à bien. Proposé par TALIAFERRO et BASHAW (1966), il a conduit à l'obtention et à la diffusion de la variété « Higgins » (fig. 3).

Si l'apomixie du *Cenchrus setigerus* est de nature obligatoire, l'apomixie du *Panicum maximum* est facultative, et d'après BASHAW (1974) de telles plantes n'ont qu'un potentiel commercial limité, ne pouvant donner dans leurs descendances les formes apomictiques obligatoires ou quasi-obligatoires que l'utilisateur attend.

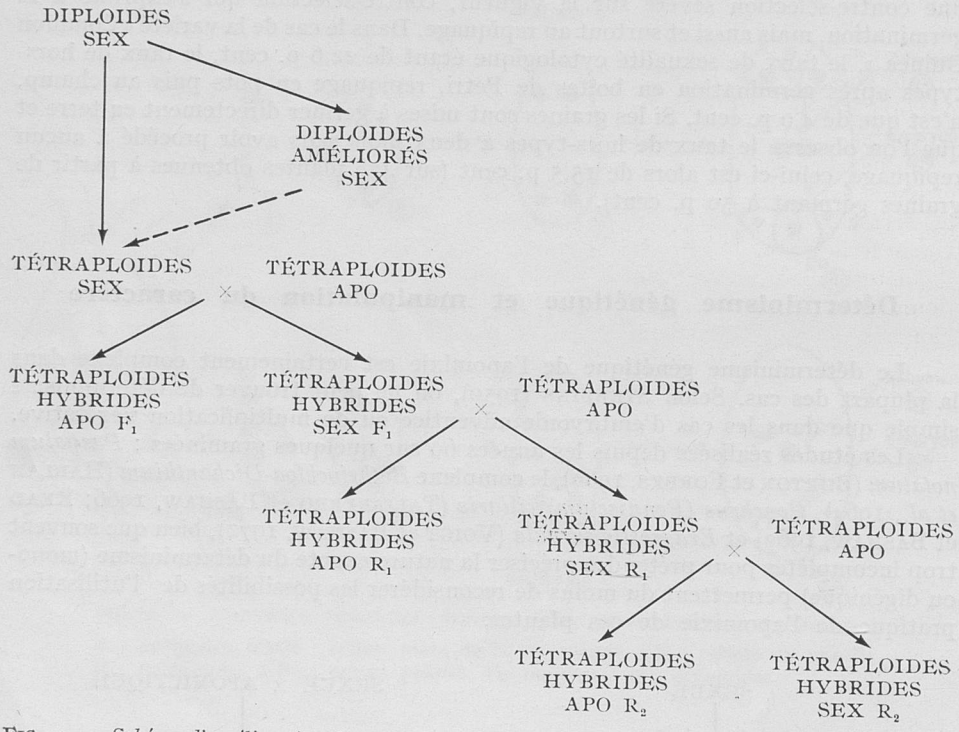


FIG. 4. — *Schéma d'amélioration du* Panicum maximum *réalisé en Côte d'Ivoire. Des apomictiques* F_1, R_1 et R_2 *ont été obtenus, dont certains sont des apomictiques obligatoires et présentent d'excellentes qualités fourragères.*

En fait, apomixie (présence-absence) et taux de sexualité des apomictiques facultatifs sont deux caractères indépendants. Les premières descendances issues de croisements sexués × apomictiques ont confirmé la possibilité d'un déterminisme simple de l'apomixie chez *Panicum maximum* (SAVIDAN, 1975, 1978). Et les premières étapes du schéma d'amélioration proposé par PERNES *et al.* (1975) ont été réalisées (fig. 4). Des hybrides apomictiques très hauts producteurs ont été obtenus.

Le taux de sexualité des apomictiques facultatifs est un caractère à déterminisme génétique complexe, mais à chaque génération d'hybrides des apomictiques obligatoires ont été obtenus. Quand les apomictiques facultatifs sont installés en champ par semis, la faible vigueur des hors-types (conséquence probable

d'inbreeding) conduit à leur disparition par compétition. L'utilisation de la quasi-totalité des hybrides apomictiques de *Panicum* est donc possible, les types apomictiques à taux élevé de sexualité étant exceptionnels.

L'analyse de l'organisation et du fonctionnement du complexe agamique est le préalable indispensable à la manipulation des modes de reproduction aux fins d'amélioration. Dans le cas du *Panicum*, l'analyse montre que les deux modes de reproduction se trouvent, à l'intérieur d'un même pool génique, dans des compartiments incomplètement isolés. Les résultats de l'étude des processus permettant le passage d'un flux génique d'un compartiment à l'autre (tétraploïdisation, hybridation, haploïdisation) sont utilisés dans la construction et la réalisation du schéma d'amélioration.

Ce qui a été fait dans le complexe *Bothriochloa-Dichanthium* ou chez *Panicum maximum* pourrait être repris avec de réelles chances de succès dans un grand nombre d'autres graminées fourragères. Une manipulation aisée du mode de reproduction apomictique semble être de fait envisageable dans les complexes agamiques de toutes les graminées aposporiques.

Chez les plantes allogames, où l'intérêt de l'apomixie est évident, un programme est actuellement en cours qui vise à transférer le ou les gènes d'apomixie de *Tripsacum dactyloides* chez le Maïs (travaux de l'équipe de PETROV en U.R.S.S.). Outre le fait que l'espèce sauvage utilisée est diplosporique, et qu'on ne sait rien du déterminisme génétique de son apomixie faute d'étude préliminaire, l'espèce donneuse et l'espèce receveuse appartiennent à des pools géniques suffisamment éloignés pour que les chances de succès soient limitées.

Entre les deux types de plantes décrits ci-dessus :

1. le cas des complexes agamiques, où sexualité et apomixie restent en contact permanent et sont donc aisément manipulables pour peu que les processus naturels qui créent ce contact aient été préalablement étudiés,

2. et le cas des espèces cultivées qui possèdent dans leurs pools secondaire ou tertiaire des espèces sauvages apomictiques,

il est possible de trouver d'autres situations, ce qu'illustre l'exemple du Sorgho. Chez cette plante autogame, l'intérêt de l'apomixie apparaît dès lors que les voies de l'amélioration passent par la création de variétés hybrides. La découverte de l'apomixie dans le genre Sorgho (RAO et NARAYANA, 1968; HANNA *et al.*, 1970) et le fait que dans ce genre les espèces sauvages et cultivées semblent largement interfertiles, permettent d'envisager le transfert du ou des gènes d'apomixie chez les formes cultivées.

L'affirmation de la nature complexe du déterminisme génétique de l'apomixie gamétophytique (STEBBINS, 1950) a créé un obstacle non négligeable aux recherches visant à l'utilisation de ce mode de reproduction. Ceci reposant essentiellement sur des travaux effectués chez des dicotylédones. L'aposporie des Panicoideae (Graminées), sous-famille qui contient un très grand nombre de plantes utiles — céréales et fourrages — fait de toute évidence exception à la règle. HARLAN (1965), BASHAW *et al.* (1970) l'ont déjà souligné : l'étude et l'utilisation de ce mode de reproduction devraient constituer l'une des grandes orientations actuelles de l'amélioration des plantes.

Reçu pour publication en septembre 1977.

Summary

Gametophytic apomixis in the Gramineae and its use in plant breeding

Gametophytic apomixis is a quite frequent mode of reproduction among plants, and presents the main advantage of both indefinite fixation of hybrid vigour and seed propagation. In spite of this, few researches are initiated to-day on that subject: gametophytic apomixis is generally considered as a character with a very complex genetic determinism.

In fact, Gramineae of tropical and subtropical areas, that constitute the Panicoideae subfamily, look like an exception to the rule. In every known cases, the genetic determinism of gametophytic apomixis (apospory) seems to be very simple, with no more than one or two concerned genes.

Panicum maximum is presented as an example of what can be done to use practically apomixis in these plants, where sexuality is rarely observed (*Panicum* constitutes what is called an agamic complex). Successive crosses with different apomicts, used as male parents, lead to create new varieties that associate qualities of their different genitors. A similar plant breeding programme was realized in genus *Cenchrus*, where apomixis is obligate. The facultative nature of apomixis in *Panicum* is not a barrier for plant breeding since the great majority of apomictic hybrids are obligate or nearly obligate.

In all sexual Gramineae that possess aposporic forms in their primary or secondary gene pool, it seems possible to use this mode of reproduction.

For apomixis in the Gramineae a new deal is needed.

Références bibliographiques

BABCOCK E. B. et STEBBINS G. L., 1938. The american species of *Crepis* : their relationships and distribution as affected by polyploidy and apomixis. *Carnegie Inst. Washington, publ.* n° 504 : 200 p.

BASHAW E. C., 1974. The potential of apomictic mechanisms in grass breeding. *Proc. 12th intern. Grassl. Congr.*, 15-20.

BASHAW E. C., 1975. Problems and possibilities of apomixis in the improvement of tropical forage grasses. in « *Tropical forages in livestock production systems* », *ASA special publ.*, n° 24, Madison, 23-30.

BASHAW E. C., HOVIN A. W. et HOLT E. C., 1970. Apomixis, its evolutionary significance and utilisation in plant breeding. *Proc. 11th intern. Grassl. Congr.*, 245-248.

BROWN W. V. et EMERY W. H. P., 1958. Apomixis in the Gramineae : Panicoideae. *Amer. J. Bot.*, **45**, 253-263.

BURTON G. W. et FORBES I., 1960. The genetics and manipulation of obligate apomixis in common Bahiagrass (*Paspalum notatum* Flugge). *Proc. 8th intern. Grassl. Congr.*, 66-71.

EMBERGER L., 1960. *Traité de Botanique systématique.* TII : *Les végétaux vasculaires*, Masson, Paris, 1 539 p.

GUSTAFFSON A., 1946. Apomixis in higher plants. Part I : the mechanism of apomixis. *Lunds Univ. Arsskr.*, **42**, 1-68.

HANNA W. W., SCHERTZ K. F. et BASHAW E. C., 1970. Apospory in *Sorghum bicolor* (L.) Moench. *Science*, **170**, 338-339.

HARLAN J. R., 1965. The use of apomixis in the improvement of tropical and subtropical grasses. *Proc. 9th intern. Grassl. Congr.*, 191-193.

HARLAN J. R., BROOKS M. H., BORGAONKAR D. S. et DE WET J. M. J., 1964. Nature and inheritance of apomixis in *Bothriochloa* and *Dichanthium*. *Bot. Gaz.*, **125**, 41-46.

HERR J. M., 1971. A new clearing squash technique for the study of ovule development in angiosperms. *Amer. J. Bot.*, **58**, 785-790.

PERNES J., RENE-CHAUME R., RENE J. et SAVIDAN Y., 1975. Schéma d'amélioration génétique des complexes agamiques du type *Panicum*. *Cah. ORSTOM*, sér. Biol. **10** (2), 67-75.

RAO N. G. P. et NARAYANA L. L., 1968. Apomixis in grain Sorghums. *Indian J. Genet., Plant Breed*, **28**, 121-127.

READ J. C. et BASHAW E. C., 1969. Cytotaxonomic relationship and the role of apomixis in speciation in Buffelgrass and Birdwoodgrass. *Crop Sci.*, **9**, 805-806.

SAVIDAN Y., 1975. Hérédité de l'apomixie. Contribution à l'étude de l'hérédité de l'apomixie sur *Panicum maximum* Jacq. (analyse des sacs embryonnaires). *Cah. ORSTOM*, sér. Biol., **10** (2), 91-95.

SAVIDAN Y., 1978. Analyse génétique des descendants de croisements sexués × apomictiques chez *Panicum maximum*. 2. Nombres chromosomiques et modes de reproduction (en russe), D. F. PETRON éd., Moscou.

STEBBINS G. L., 1950. *Variation and evolution in plants*. Columbia Univ. Press, New-York, 643 p.

TALIAFERRO C. M. et BASHAW E. C., 1966. Inheritance and control of obligate apomixis in breeding Buffelgrass, *Pennisetum ciliare*. *Crop Sci.*, **6**, 473-476.

VOIGT P. W. et BASHAW E. C., 1972. Apomixis and sexuality in *Eragrostis curvula*. *Crop Sci.*, **12**, 843-847.

Ann. Amélior. Plantes, 1978, **28** (1), 11-25.

Évolution de la flore d'une prairie permanente normande, exploitée selon 3 rythmes de coupe et recevant 4 niveaux de fumure azotée, après la sécheresse exceptionnelle de 1976

R. LAISSUS

Domaine expérimental du vieux Pin,
Le Pin au Haras, 61310 Exmes, I.N.R.A.

Résumé

La sécheresse exceptionnelle de l'été 1976 a modifié profondément la flore des prairies permanentes en Normandie. Sur une prairie étudiée depuis 10 ans, les variations de la flore ont été enregistrées à la fin de la sécheresse et lors de la repousse le printemps suivant. La prairie a reçu une fertilisation azotée à plusieurs niveaux et a été coupée selon 3 rythmes différents. Les variations de chacune des principales espèces végétales sous l'effet de la sécheresse, de la fertilisation azotée, du rythme d'exploitation, sont rapportées. Cette étude doit permettre de mieux prévoir l'évolution des prairies permanentes sous l'effet des principaux facteurs d'amélioration utilisables : azote, fourniture en eau, rythme d'exploitation.

Introduction

L'été 1976 s'est caractérisé dans l'ouest de la France et particulièrement en Normandie par une sécheresse d'une ampleur exceptionnelle. En année normale, le déficit hydrique estival a toujours des répercussions sur la production des prairies mais assez peu sur leur évolution floristique, les espèces végétales des prairies permanentes étant en équilibre avec les conditions agroclimatiques du lieu.

Après la sécheresse de l'été 1976, par contre, l'équilibre floristique a été gravement perturbé. Il a paru intéressant d'analyser l'évolution des différentes espèces à la fin de la période de sécheresse et lors de la repousse du printemps suivant.

Matériel et méthodes

1. — *Conditions agroclimatiques*

a) *Le sol*

La prairie étudiée fait partie du Domaine de l'I.N.R.A. au Pin-au-Haras en Normandie, situé au sud de Caen, à 80 km de la mer. L'essai est placé en fond de vallée, sur alluvions modernes du quaternaire, le sol est limono-argileux, riche en matières organiques.

Analyse physique : — argile 0,002 mm = 245 ‰,
— limons fins 0,002/0,02 = 185 ‰,
— limons grossiers 0,02/0,05 = 312 ‰,
— sables fins 0,05/0,20 = 218 ‰,
— sables grossiers 0,20/2,0 = 40 ‰.

Le pH (eau) moyen est de 6,6. Le sol est riche en azote = 6,1 ‰ et contient 9,6 p. cent de matière organique ce qui lui confère avec sa proportion importante d'argile une capacité d'échange assez élevée de 17 meq/100 g de sol. Le sol est largement pourvu en potassium et phosphore : 0,35 p. cent de K^2O et 0,27 p. cent de P^2O^5 (méthode JORET).

La richesse en azote de ce sol de prairie se traduit par un rapport $\frac{c}{n}$ assez faible de 9,4 favorable à une bonne minéralisation de la matière organique.

b) *Le climat*

Pluviométrie : Le tableau 1 indique la pluviométrie au Vieux Pin en 1976 comparée à la moyenne des précipitations enregistrées depuis 18 ans.

Les précipitations au Pin-au-Haras sont en général d'importance moyenne mais leur répartition au cours de l'année est excellente, l'eau n'est pas un facteur limitant dans cette région.

En 1976 le déficit hydrique devint catastrophique en été, d'autant que les précipitations de printemps ayant été faibles, les réserves en eau du sol étaient très insuffisantes.

TABLEAU I

Pluviométrie

	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	Total
Précipitations de 1957 à 1975	66	56	51	46	59	48	53	41	64	69	86	59	698
Précipitations en 1976. .	31	43	28	9	10	2	28	16	73	52	71	56	419
Précipitations en 1977 .	62	84	59	54	49	41	47	29	17				

Températures et évapotranspiration : Les températures moyennes mensuelles de l'année et les températures moyennes mensuelles de 1965 à 1975 sont indiquées sur la figure 1.

Les températures élevées de l'été, jointes à un ensoleillement intense expliquent les records d'évapotranspiration observés.

Le tableau 2 indique les déficits P-ETP (formule de BOUCHET) durant l'été 1976 comparés aux déficits moyens des onze années précédentes.

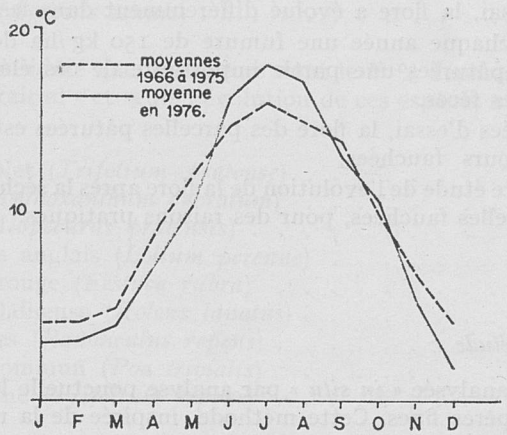


FIG. 1. — *Températures moyennes au cours de l'année*

TABLEAU 2

Déficit P - ETP

	A	M	J	J	A	S	Total des déficits
Moyenne 1965-1975 . . .	+ 4,4	+ 12,7	— 25,1	— 21,2	— 13,1	+ 22,1	— 59,4 mm
Année 1976	— 16,0	— 13,6	— 76,0	— 96,8	— 119,6	+ 27,7	— 322,0 mm

Ces conditions climatiques ont eu des répercussions différentes sur les espèces végétales des prairies, ces variations ont été enregistrées sur un essai, en place depuis 1966, dont nous connaissions parfaitement la flore et les antécédents.

2. — *Conditions expérimentales*

a) *L'essai*

L'essai a été implanté en 1966 sur une prairie permanente dans le but d'étudier l'évolution de la flore et de la production d'une prairie permanente recevant des doses croissantes d'azote.

Le dispositif expérimental est un essai « bloc » à 4 répétitions. Quatre niveaux

d'azote ont été utilisés : 0, 80, 160, 320 unités /ha /an rapportés pour partie début mars, puis après chaque coupe.

Trois rythmes d'exploitation ont été appliqués depuis 2 ans (1975-1976) à savoir : une coupe toutes les 4, 6 ou 8 semaines, ce qui permet 7, 5 ou 4 coupes annuellement entre le 1er avril et le 30 septembre, les premières coupes étant dans tous les traitements réalisées le 1er avril. En 1976 les coupes prévues en juillet et août ont dû être annulées.

Une partie de l'essai a été toujours pâturée, l'autre moitié conduite en fauche. Après dix ans d'essai, la flore a évolué différemment dans les deux traitements.

L'essai reçoit chaque année une fumure de 150 kg /ha de P^2O^5 et de K^2O. Dans les parcelles pâturées une partie importante de ces éléments est recyclée par les urines et les fèces.

Après dix années d'essai, la flore des parcelles pâturées est différente de celle des parcelles toujours fauchées.

Dans la présente étude de l'évolution de la flore après la sécheresse nous n'avons retenu que les parcelles fauchées, pour des raisons pratiques.

b) *La flore*

— *Méthode d'étude :*

La flore a été analysée « *in situ* » par analyse ponctuelle le long d'un cordeau tendu entre des repères fixes. Cette méthode, inspirée de la méthode préconisée par DAGET et POISSONNET (1969), consiste à enregistrer les espèces présentes à chaque point.

Nous avons espacé les points de 10 cm ce qui nous a fourni 80 analyses par traitement et donc une intensité d'échantillonnage correcte. Les résultats de ces analyses sont exprimés en fréquence relative (F %). Il s'agit donc d'une fréquence de rencontre ou de présence, sans rapport avec le volume occupé par la plante.

Les analyses ont été faites à 3 dates différentes :

— 1re analyse : 5 mai 1976, avant que la sécheresse n'ait pu avoir d'effets sur la flore, elle reflète l'effet des rythmes d'exploitation appliqués en 1975 et des traitements azotés utilisés précédemment.

— 2e analyse : 5 septembre 1976. Les premières pluies après la sécheresse sont tombées le 27 août, la deuxième analyse permet de voir l'effet de la sécheresse sur la flore de l'essai.

— 3e analyse : 15 avril 1977. L'analyse montre les possibilités de régénération des différentes espèces de la prairie.

— *Flore de la prairie avant la sécheresse :*

La flore de l'essai est relativement simple, 18 espèces étaient identifiables à la fin du mois d'avril 1976. Parmi ces espèces, six sont faiblement représentées et n'offrent que peu d'intérêt agronomique, ce sont les :

	F %
Luzules (*Luzula campestris*)	0,18
Pissenlits (*Taraxacum vulgare*)	0,18
Porcelles (*Hypochoeris maculata*)	0,32
Mousses	1,28

La Ceraiste (*Cerastium coespitosum*) et la Cardamine (*Cardamine pratensis*) se trouvent à l'état de traces.

Quatre autres espèces, intéressantes sur le plan agronomique étaient très peu représentées :

	F %
Fétuque des prés (*Festuca pratensis*)	0,8
Fléole (*Phleum pratense*)	1,5
Paturin des prés (*Poa pratensis*)	1,8
Agrostis (*Agrostis tenuis*)	2,5

Nous avons considéré que les espèces dont le F % dépassait 3 p. cent constituaient le « fond prairial » et seule l'évolution de ces espèces a été étudiée :

	F %
Trèfle violet (*Trifolium pratense*)	3,4
Flouve (*Anthoxanthum odoratum*)	3,6
Vulpin (*Alopecurus pratensis*)	7,3
Ray grass anglais (*Lolium perenne*)	8,4
Fétuque rouge (*Festuca rubra*)	9,6
Houlque laineuse (*Holcus lanatus*)	10,7
Renoncules (*Ranonculus repens*)	11,0
Paturin commun (*Poa trivialis*)	13,7
Trèfle blanc (*Trifolium repens*)	16,1

Résultats

Nous étudierons séparément l'occupation du sol par la flore, l'importance des graines existant dans le sol, et enfin l'évolution de la fréquence relative des espèces les mieux représentées dans la prairie.

1. — *Occupation du sol*

En avril 1976, toute la surface était recouverte. A la fin de la sécheresse, lors de l'analyse de septembre 1976, l'herbe morte ou « litière » occupait une surface très importante (fig. 2). Il est intéressant de noter que la proportion de litière croît selon la quantité d'azote minéral utilisée pour atteindre une fréquence relative allant de 45 à 57 p. cent dans les parcelles ayant reçu 320 N.

Cet effet négatif de l'azote peut être vraisemblablement imputé d'une part à l'utilisation plus importante des réserves d'eau du sol au printemps, d'autre part à une différence de composition botanique des parcelles : dans les parcelles sans azote, la flore, plus basse a moins souffert des coupes successives et le pourcentage de Trèfle blanc, recouvrant le sol, y était très important.

2. — *Graines dans le sol*

Afin de pouvoir quantifier les possibilités de reproduction des différentes espèces de la prairie par les graines se trouvant dans le sol et par ce biais de déterminer quelles sont les espèces qui ont pu survivre à la sécheresse, nous avons pré-

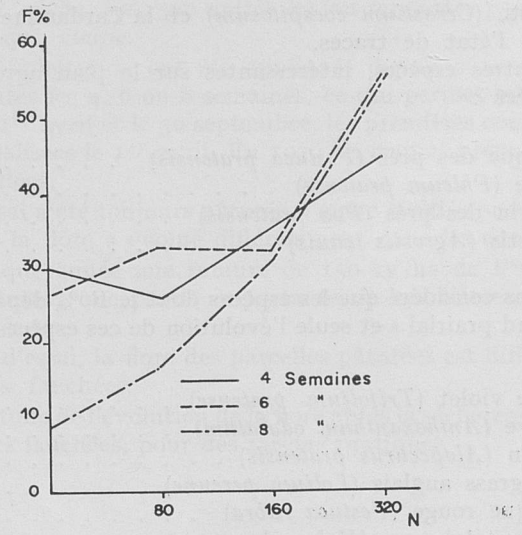


FIG. 2. — *Fréquence relative de la litière après la sécheresse suivant les rythmes d'exploitation et la fumure azotée*

levé le 15 février 1977, dans chaque parcelle de l'essai, dix « carottes » de terre de 2 cm de diamètre sur une profondeur de 8 cm. La terre provenant de ces prélèvements a été séchée à l'air, écrasée, les racines enlevées, enfin la terre a été épandue sur du sable stérile dans des caissettes disposées dans des couches.

Une analyse de la flore spontanée, issue des graines existant dans le sol a été faite le 1er juin 1977. Nous n'avons pas trouvé de différences de flore entre les traitements.

TABLEAU 3

Nombre de plantes levées par mètre carré de surface au champ
(caissettes, printemps 1977)

Trèfle blanc (*Trifolium repens*)	10 150
Paturin commun (*Poa trivialis*)	4 930
Laiterons (*Sonchus arvensis*)	2 900
Agrostis commun (*Agrostis tenuis*)	2 610
Véronique (*Veronica arvensis*)	2 030
Mouron des oiseaux (*Stellaria media*)	1 940
Jonc épars (*Joncus effusus*)	1 940
Numulaire (*Lysimachia nummularia*)	1 450
Renoncules (*Ranonculus* sp.)	870
Trèfle violet (*Trifolium pratense*)	870
Ray grass anglais (*Lolium perenne*)	870
Capselle (*Capsella bursa pastoris*)	580
Carex (*Carex sp.*)	580
Pissenlits (*Taraxacum vulgare*)	580
Stellaire (*Stellaria graminea*)	290
Géranium (*Geranium pusillum*)	290
Pâquerette (*Bellis perennis*)	290

Les résultats de l'analyse des 16 caissettes ont donc été regroupés. Dans le tableau 3, le nombre de plantes levées est rapporté par mètre carré de surface au champ.

Il faut noter que des espèces ayant apparemment disparu de la prairie puisque non signalées au cours des analyses des trois dernières années, existent toujours sous forme de graines : *Sonchus arventis* — *Joncus effusus* — *Carex sp* — *Geranium pusillum* — *Bellis perennis*.

3. — *Évolution des différentes espèces*

Évolution de la fréquence relative (*F* %) *du Trèfle blanc* (tabl. 4)

La fréquence du trèfle blanc en avril 1976 était significativement différente entre les traitements « azotés », par contre, les rythmes d'exploitation : 4, 6, 8 semaines entre les coupes, n'avaient pas provoqué de différences significatives.

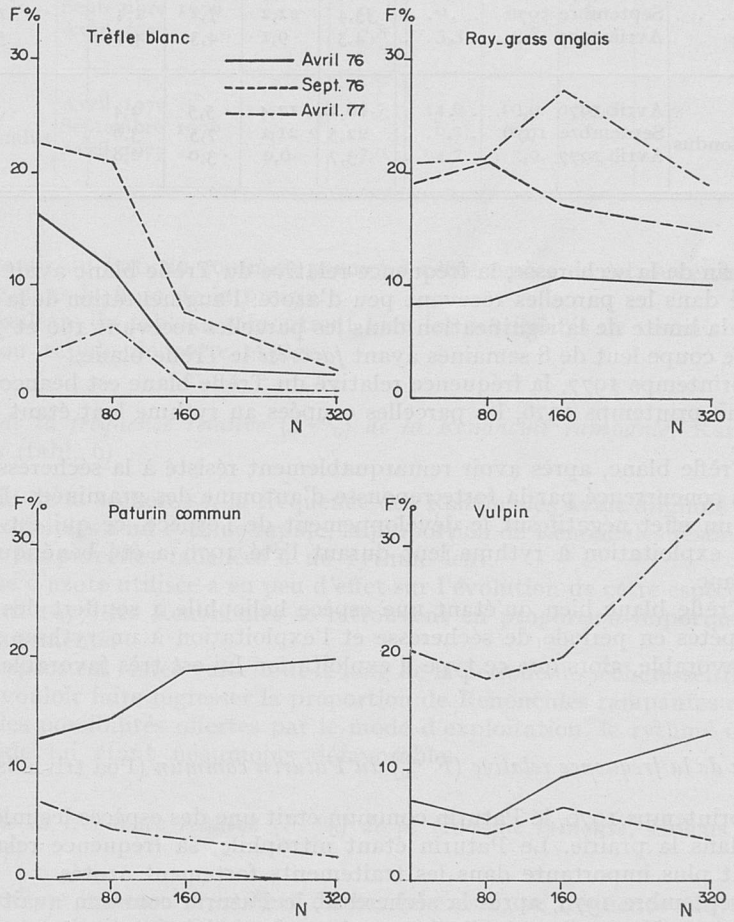


FIG. 3. — *Évolution de la fréquence relative de quatre espèces importantes de la prairie normande sous l'influence de la sécheresse et de l'azote*

TABLEAU 4

Évolution de la fréquence relative (F %) du Trèfle blanc

Rythme	Date	Fumure azotée (kg/ha/an)				Doses d'azote confondues
		0	80	160	320	
4 semaines	Avril 1976	17,0	13,5	7,6	4,0	10,5
	Septembre 1976	18,6	23,5	7,4	6,2	13,9
	Avril 1977	1,8	7,3	2,5	2,8	3,6
6 semaines	Avril 1976	15,0	12,3	5,5	1,1	8,4
	Septembre 1976	15,5	17,8	8,0	3,9	11,3
	Avril 1977	5,0	2,3	2,1	1,1	2,6
8 semaines	Avril 1976	16,4	11,3	3,3	2,0	8,2
	Septembre 1976	33,4	22,2	7,2	1,4	16,0
	Avril 1977	4,3	9,1	4,3	4,4	5,5
Rythmes confondus	Avril 1976	16,1	12,4	5,5	2,4	
	Septembre 1976	22,5	21,1	7,5	3,8	
	Avril 1977	3,7	6,2	3,0	2,8	

A la fin de la sécheresse, la fréquence relative du Trèfle blanc avait beaucoup augmenté dans les parcelles recevant peu d'azote, l'augmentation de la fréquence restant à la limite de la signification dans les parcelles recevant 160 et 320 N. Le rythme de coupe lent de 8 semaines ayant *favorisé* le Trèfle blanc.

Au printemps 1977, la fréquence relative du Trèfle blanc est beaucoup moins forte qu'au printemps 1976, les parcelles coupées au rythme lent étant les mieux pourvues.

Le Trèfle blanc, après avoir remarquablement résisté à la sécheresse estivale a été très concurrencé par la forte repousse d'automne des graminées. La fumure azotée a un effet négatif sur le développement de l'espèce, ce qui est classique, mais une exploitation à rythme lent durant l'été 1976 a été bénéfique pour le Trèfle blanc.

Le Trèfle blanc bien qu'étant une espèce héliophile a souffert des défeuillements répétés en période de sécheresse et l'exploitation à un rythme rapide lui a été défavorable, alors que ce type d'exploitation lui est très favorable en saison normale.

Évolution de la fréquence relative (F %) du Paturin commun (Poa trivialis) (tabl. 5)

Au printemps 1976, le Paturin commun était une des espèces les mieux représentées dans la prairie. Le Paturin étant nitrophile, sa fréquence relative était nettement plus importante dans les traitements fortement azotés.

En septembre 1976, après la sécheresse, le Paturin commun avait pratiquement disparu. En avril 1977, il réapparaît mais sa fréquence est très inférieure à ce qu'elle était en avril 1976.

TABLEAU 5

Évolution de la fréquence relative (F %) du Paturin commun

Rythme	Date	Fumure azotée (kg/ha/an)				Doses d'azote confondues
		0	80	160	320	
4 semaines	Avril 1976	15,6	16,5	20,5	18,9	17,8
	Septembre 1976	0	0,7	2,0	0	0,7
	Avril 1977	7,4	6,2	6,6	2,2	5,6
6 semaines	Avril 1976	12,4	13,8	15,5	17,9	14,9
	Septembre 1976	0	0	0	0	0
	Avril 1977	5,8	2,6	4,3	2,7	3,8
8 semaines	Avril 1976	13,0	13,5	21,1	23,0	17,6
	Septembre 1976	0	0	0	0	0
	Avril 1977	7,8	5,3	0,8	2,2	4,0
Rythmes confondus	Avril 1976	13,7	14,6	19,0	19,9	
	Septembre 1976	0	0,2	0,7	0	
	Avril 1977	7,0	4,7	3,9	2,4	

Le resemis du Paturin commun permet à cette espèce de retrouver une place importante dans la flore de la prairie.

Les résultats du tableau 5 montrent bien les possibilités de resemis et de réimplantation rapide de cette espèce.

Évolution de la fréquence relative (F %) de la Renoncule rampante, Ranonculus repens (tabl. 6)

A la fin de la sécheresse, la fréquence des Renoncules avait diminué dans les parcelles exploitées à un rythme rapide, la proportion de Renoncules restait importante dans les parcelles fauchées à un rythme lent.

La dose d'azote utilisée a eu peu d'effet sur l'évolution de cette espèce.

En avril 1977, les Renoncules se retrouvent en proportion importante dans tous les traitements.

Cette espèce est restée verte tout le long de la période de sécheresse. Il semble difficile de vouloir faire regresser la proportion de Renoncules rampantes en n'utilisant que les possibilités offertes par le mode d'exploitation, le rythme d'exploitation rapide lui étant néanmoins défavorable.

Évolution de la fréquence relative (F %) de la Houlque laineuse, Holcus lanatus (tabl. 7)

La Houlque laineuse a souffert de la sécheresse, sa fréquence moyenne en septembre 1976 était très faible dans les parcelles coupées fréquemment quelle que soit la fumure azotée utilisée. Par contre, dans les parcelles fauchées à un

Tableau 6

Évolution de la fréquence relative (F %) de la Renoncule rampante

Rythme	Date	Fumure azotée (kg/ha/an)				Doses d'azote confondues
		0	80	160	320	
4 semaines	Avril 1976	10,2	8,5	7,8	4,0	7,6
	Septembre 1976	2,6	0,8	7,8	1,2	3,1
	Avril 1977	6,3	9,2	13,5	10,6	9,9
6 semaines	Avril 1976	10,4	13,6	14,6	5,5	11,0
	Septembre 1976	8,3	6,8	12,8	8,0	3,6
	Avril 1977	11,9	12,1	18,3	10,2	13,1
8 semaines	Avril 1976	12,4	10,5	12,0	10,9	11,4
	Septembre 1976	11,7	14,4	13,7	12,9	13,2
	Avril 1977	12,5	13,7	11,3	12,7	12,6
Rythmes confondus	Avril 1976	11,0	10,9	11,5	6,8	
	Septembre 1976	7,5	7,3	11,4	7,4	
	Avril 1977	10,2	11,7	14,4	11,1	

Tableau 7

Évolution de la fréquence relative (F %) de la Houlque laineuse

Rythme	Date	Fumure azotée (kg/ha/an)				Doses d'azote confondues
		0	80	160	320	
4 semaines	Avril 1976	12,2	14,6	16,5	14,3	14,4
	Septembre 1976	0	3,0	5,7	1,2	2,5
	Avril 1977	5,9	7,7	6,9	5,0	6,4
6 semaines	Avril 1976	11,0	12,1	10,6	13,0	11,7
	Septembre 1976	8,6	5,1	2,3	2,6	4,6
	Avril 1977	6,8	6,8	5,1	5,9	6,1
8 semaines	Avril 1976	8,9	15,2	17,5	24,2	16,4
	Septembre 1976	3,6	8,8	16,3	13,1	10,4
	Avril 1977	9,7	13,7	11,3	18,2	13,2
Rythmes confondus	Avril 1976	10,7	14,9	14,9	17,2	
	Septembre 1976	4,0	5,6	8,2	5,6	
	Avril 1977	7,5	9,4	7,8	9,7	

TABLEAU 8

Évolution de la fréquence relative (F %) de la Fétuque rouge

Rythme	Date	Fumure azotée (kg/ha/an)				Doses d'azote confondues
		0	80	160	320	
4 semaines	Avril 1976	7,1	8,8	11,9	13,2	10,2
	Septembre 1976	0	5,4	2,0	0	1,8
	Avril 1977	4,8	7,0	5,7	4,4	5,5
6 semaines	Avril 1976	10,7	10,8	17,4	16,2	13,8
	Septembre 1976	5,6	2,3	3,8	2,4	3,5
	Avril 1977	7,9	7,5	5,5	12,8	8,4
8 semaines	Avril 1976	11,0	10,3	11,4	19,7	13,1
	Septembre 1976	7,4	7,1	4,0	2,3	5,2
	Avril 1977	12,1	7,7	9,8	8,3	9,5
Rythmes confondus	Avril 1976	9,6	10,0	13,6	16,4	
	Septembre 1976	4,3	4,9	3,3	1,6	
	Avril 1977	8,3	7,4	7,0	8,5	

TABLEAU 9

Évolution de la fréquence relative (F %) du Ray grass anglais

Rythme	Date	Fumure azotée (kg/ha/an)				Doses d'azote confondues
		0	80	160	320	
4 semaines	Avril 1976	8,4	12,1	14,7	12,1	11,8
	Septembre 1976	21,1	31,3	21,6	21,0	23,7
	Avril 1977	22,0	25,7	30,7	21,1	24,9
6 semaines	Avril 1976	9,8	8,9	7,2	11,3	9,3
	Septembre 1976	18,8	19,3	20,9	17,2	25,4
	Avril 1977	22,3	20,3	24,3	20,3	21,8
8 semaines	Avril 1976	6,9	5,1	10,3	6,9	7,3
	Septembre 1976	17,1	12,7	9,1	7,1	11,5
	Avril 1977	18,3	18,3	26,9	15,5	19,7
Rythmes confondus	Avril 1976	8,4	8,7	10,7	10,1	
	Septembre 1976	19,0	21,1	17,2	15,1	
	Avril 1977	20,8	21,4	27,3	19,0	

rythme lent, et particulièrement dans les parcelles très fertilisées en azote, la Houlque laineuse s'est bien maintenue.

Le rythme d'exploitation a une très grande importance pour cette espèce qui supporte assez mal les coupes fréquentes.

Évolution de la fréquence relative (*F* %) *de la Fétuque rouge,* Festuca rubra (tabl. 8)

La Fétuque rouge est une plante nitrophile, sa fréquence augmentant avec les doses d'azote utilisées en situation normale. Le rythme d'exploitation lent lui est favorable.

La sécheresse de 1976 a fait regresser la proportion de Fétuque rouge particulièrement dans les parcelles très fertilisées en azote.

En avril 1977, la Fétuque rouge, sans atteindre le niveau de fréquence relative observé avant la sécheresse, avait repris une assez grande importance, l'effet azote n'étant plus sensible.

Dans nos essais de levée en caissette nous n'avons pas observé une seule Fétuque rouge.

Évolution de la fréquence relative (*F* %) *du Ray grass anglais,* Lolium perenne (tabl. 9)

A la fin de la période de sécheresse, dès la première pluie (l'analyse a eu lieu 8 jours après la première pluie du 26 août) la repousse du Ray grass anglais a été très rapide.

Il est apparu d'autre part, que les coupes à rythme fréquent avantageaient le Ray grass anglais par rapport à la plupart des autres espèces. Au mois de septembre 1976 la différence de fréquence entre les traitements « coupes à 4 et 6 semaines » et les traitements « coupes toutes les 8 semaines » est très importante.

Au printemps 1977, la fréquence relative du Ray grass anglais s'est maintenue à un très haut niveau, la différence de fréquence entre les rythmes de coupe restant en faveur des coupes fréquentes.

La fréquence du Ray grass anglais est plus élevée dans la plupart des cas dans le traitement 160 N que dans le traitement 320 N (ce qui montre l'intérêt d'études plus approfondies sur l'utilisation de l'azote par les différentes graminées en diverses conditions).

Évolution de la fréquence relative (*F* %) *du Vulpin,* Alopecurus pratensis (tabl. 10)

Le Vulpin, légèrement avantagé par les coupes fréquentes, évolue assez peu en situation normale.

En 1977, bien qu'il ait souffert de la sécheresse prolongée de 1976, un nombre de pieds suffisant a pu se maintenir, espèce très précoce, le Vulpin a alors colonisé au printemps 1977 la plupart des espaces laissés libres par les espèces disparues.

Au printemps 1977, sa participation devient prépondérante, en particulier dans les parcelles ayant reçu 320 unités d'azote.

Évolution de la fréquence relative du Trèfle violet, Trifolium pratense

Le Trèfle violet est relativement peu représenté dans l'essai. En avril 1976 sa fréquence relative était de 3,4 p. cent.

TABLEAU 10

Évolution de la fréquence relative (F %) du Vulpin

Rythme	Date	Fumure azotée (kg/ha/an)				Doses d'azote confondues
		0	80	160	320	
4 semaines	Avril 1976	11,6	6,5	8,4	16,5	10,7
	Septembre 1976	8,2	4,3	7,3	5,7	6,4
	Avril 1977	22,5	19,4	18,5	36,7	24,3
6 semaines	Avril 1976	6,2	4,4	7,4	17,3	8,8
	Septembre 1976	5,5	2,5	6,0	3,7	4,4
	Avril 1977	16,9	19,2	20,4	34,2	22,7
8 semaines	Avril 1976	4,1	5,7	7,5	6,1	5,8
	Septembre 1976	2,5	6,2	6,5	2,6	4,4
	Avril 1977	22,5	16,2	21,1	30,9	22,7
Rythmes confondus	Avril 1976	7,3	5,5	7,8	13,3	
	Septembre 1976	5,4	4,3	6,6	4,0	
	Avril 1977	20,6	18,3	20,0	33,9	

Cette espèce est restée très verte durant tout l'été et semblait alors très résistante à la sécheresse. A la fin de la sécheresse sa fréquence, dans les parcelles sans azote atteignait 5,5 p. cent en moyenne, l'espèce avait pratiquement disparu dans les parcelles ayant reçu de l'azote.

En avril 1977, le Trèfle violet a regressé et sa fréquence est descendue à 0,9 p. cent dans les parcelles sans azote.

Comme le Trèfle blanc, le Trèfle violet a souffert de la concurrence des autres espèces lors de la repousse d'automne, exceptionnellement importante en 1976.

Évolution de la fréquence relative de la Flouve, Anthoxanthum odoratum

Espèce sensible au rythme d'exploitation. Au printemps 1976, sa fréquence relative était de 2,4 p. cent au rythme coupes toutes les 4 semaines, 4,9 p. 100 au rythme 6 semaines et 4,0 p. 100 au rythme 8 semaines.

Par contre, la fréquence de la Flouve semble peu affectée par la fumure azotée.

Cette espèce a disparu après la sécheresse.

Évolution des espèces dont le F % était inférieur à 3 p. cent en avril 1976 Paturin des prés, Poa pratensis

Le Paturin des prés dont le F % en avril 1976 était de 1,8 s'est bien comporté pendant la sécheresse et au printemps 1977 s'est multiplié rapidement et a occupé de nombreux espaces laissés vides par les espèces disparues. Sa fréquence moyenne est en avril 1977 de 6,9 p. cent.

Cette espèce, comme le Ray grass anglais, supporte très bien les exploitations à rythme rapide : F % au rythme 4 semaines = 7,8.

Agrostis, Agrostis tenuis

Relativement peu fréquent au début de l'essai : F % = 2,5, a souffert de la sécheresse mais s'est révélé être une plante très compétitive dans les parcelles sans azote au printemps 1977.

Fléole et Fétuque des prés

Ces deux espèces, peu importantes dans l'essai ont résisté à la sécheresse mais leur fréquence relative est restée stable.

Conclusions

La sécheresse exceptionnelle de l'été 1976 a profondément perturbé l'équilibre de la flore des prairies permanentes. L'étude de l'évolution des différentes espèces végétales composant la prairie permet de mieux comprendre les modifications observées et de mieux apprécier l'intérêt relatif des différentes espèces. Les notions de « résistance » et de « sensibilité » à la sécheresse doivent être complétées.

Le Ray grass anglais, considéré habituellement comme sensible à la sécheresse s'est révélé être une espèce prairiale ayant une faculté de repousser très rapidement dès que le sol est réhumidifié, à partir du végétal resté sur place et apparemment desséché. De toutes les espèces prairiales classiques en Normandie, le Ray grass anglais est l'espèce qui possède cette particularité au plus haut degré.

Par exemple, dans les essais variétaux du Domaine du vieux Pin, le Ray grass anglais, cultivé pur, est la seule espèce ayant permis deux exploitations sous forme de pâture après la pluie de fin août 1976. Des espèces réputées résistantes à la sécheresse comme le Dactyle et surtout la Fétuque élevée n'ont pu produire qu'une seule pâture après la sécheresse.

En situation de sécheresse moyenne, lorsque seule la couche superficielle du sol est déshydratée, le Dactyle ou la Fétuque élevée ont effectivement une résistance supérieure à la sécheresse du fait de leur enracinement plus profond que celui du Ray grass anglais, mais en cas de sécheresse très grave, lorsque le sol est desséché sur une très grande profondeur, d'autres mécanismes interviennent pour permettre à la plante de survivre et de repousser dès le retour à une situation hydrique normale.

Certaines espèces essentiellement thérophytes recolonisent la prairie à partir des graines du sol, l'exemple type de ce mode de « résistance » est le Paturin annuel.

D'autres espèces, tel le Ray grass anglais entrent pratiquement en dormance mais sont susceptibles de redémarrer très rapidement dès la première pluie importante. Il serait très intéressant de mieux analyser ce phénomène.

Des espèces groupant différents systèmes de résistance existent, par exemple le Trèfle blanc.

Cette espèce a des racines superficielles, mais aussi des rhizomes, qui restent turgescents, et permettent à la plante de survivre pendant la saison sèche. D'autre part, le Trèfle blanc, dont les tiges supportant les fleurs, peuvent être très courtes, arrive à produire des graines en situation de coupes fréquentes ou de pâture; enfin,

la proportion de graines dures, susceptibles de se conserver longtemps dans le sol est importante. Le Trèfle blanc possède donc plusieurs possibilités pour résister à la sécheresse.

L'analyse de l'évolution de la flore de la prairie permanente en cas de condition exceptionnelle permet de constater que ce type de groupement végétal a des possibilités d'adaptation très variées, du fait de la multiplicité des espèces en présence. La prairie permanente possède une résistance de type « horizontal » contre les aléas, climatiques ou autres.

Cette faculté d'adaptation est un des intérêts majeurs de la prairie permanente. Durant l'été 1976 la production de la prairie permanente correctement utilisée en Normandie a été bien supérieure à celle de prairies monospécifiques de Ray grass italiens, cette espèce ayant été complètement détruite par la sécheresse, or, le Ray grass d'Italie est la graminée fourragère susceptible de produire les plus hauts rendements en Normandie en année normale.

Dans le cadre de la nécessaire réflexion sur la sécurisation des systèmes fourragers, on peut considérer que la prairie permanente doit être, dans de nombreux cas, la base des systèmes fourragers; les semis d'espèces sélectionnés intervenant en complément de la prairie permanente et non pas, forcément, en remplacement de cette prairie.

Il convient également de remarquer que les essais destinés à étudier les problèmes de compétition entre espèces prairiales ont été conduits uniquement dans le but d'observer les modifications possibles du rendement global; il est souhaitable d'élargir cette conception et de discuter la notion de « mélange » d'espèces sous ses aspects multiples et complémentaires : rendement, qualité, et aussi sécurisation des systèmes fourragers.

Reçu pour publication en juin 1977.

Summary

Effect of a severe drought on the botanical composition of grassland

During the 1976 summer, in the west of France the drought was of exceptional intensity.

In a ten years old grassland trial, where 0, 80, 160 and 320 kg /N /ha were annually applied, and grass cut after 4, 6 and 8 weeks of regrowth, the floristic evolution of the most important species of the grassland has been recorded before and after the drought period.

The ability of the species to endure drought is discussed.

Référence bibliographique

DAGET P., POISSONET J., 1969. Analyse phytologique des prairies. *CEPE. C.N.R.S. DOc.*, nº 48.

Ann. Amélior. Plantes, 1978, **28** (1), 27-44.

Création de lignées de Blé présentant les caractéristiques agronomiques favorables d'*Aegilops ventricosa*

Françoise DOSBA et G. DOUSSINAULT

avec la Collaboration technique de
Frédérique EBER, H. JOUAULT, C. SAUSSEAU et Anne-Marie TANGUY

Station d'Amélioration des Plantes,
Centre de Recherches de Rennes, I.N.R.A.,
Domaine de la Motte au Vicomte,
B.P. 29, 35650 Le Rheu

Résumé

Les seuls géniteurs de résistance au Piétin-verse utilisés en France sont issus du croisement (*Aegilops ventricosa* × *Triticum persicum*) × Marne[3] (V.P.M.). Cette situation présente un danger certain dans la mesure où un grand nombre de variétés risque de comporter ces géniteurs dans leur ascendance c'est pourquoi nous avons cherché à diversifier les sources de résistance au Piétin-verse en employant deux lignées d'*Aegilops ventricosa*, différentes de celle utilisée auparavant. Différents Blés tétraploïdes ont servi de « pont » entre l'*Aegilops ventricosa* et les Blés tendres et enfin les derniers rétrocroisements ont été réalisés avec cinq lignées de Blé tendre d'origines diverses.

Ce travail d'introgression de la résistance au Piétin-verse est analogue à celui qui a conduit au géniteur V.P.M., mais en outre, l'évolution du matériel a été étudiée sur le plan cytogénétique : nombre chromosomique des plantes et configuration des appariements chromosomiques à la méiose.

Les critères de sélection ont été diversifiés prenant en compte la résistance aux autres parasites du Blé et la qualité du grain.

Cette étude a permis de montrer que la sélection pour des plantes à 42 chromosomes est réalisée en cinq générations. L'étude méiotique des recroisements des hybrides (*Ae. ventricosa* × *Triticum* tetraploïde) × Blé tendre, par des lignées demi-naines de Blé tendre a mis en évidence l'existence de translocations fréquentes et nombreuses entre les Blés : elles peuvent avoir une incidence sur les recombinaisons.

L'évolution de la résistance au Piétin-verse du matériel après une sélection très sévère réalisée d'après les comportements au stade adulte et au stade plantule a été poursuivie jusqu'à l'obtention de familles plus résistantes au Piétin-verse que le meilleur géniteur connu actuellement: V.P.M. 1.1.1.2. R4. Parmi elles, certaines sont résistantes à l'Oïdium, à la Rouille jaune, à la Rouille brune et présentent des caractéristiques technologiques du grain favorables (teneur en protéines élevée, bonne qualité du gluten). Leur taille est très inférieure à celle de V.P.M.

L'utilisation de ces nouvelles lignées comme géniteurs est envisagée dans un programme de sélection ainsi que la combinaison de lignées d'origines diverses ayant des caractéristiques complémentaires.

Introduction

L'utilisation des hybrides interspécifiques pour améliorer chez le Blé le niveau de résistance au Piétin-verse a déjà porté ses fruits. En effet le géniteur V.P.M. obtenu par N. MAIA (1967) à partir du croisement (*Ae. ventricosa* × *T. persicum*) × Marne[3] réalisé par ECOCHARD, présente un niveau de résistance supérieur à celui qui est connu jusqu'à présent chez les Blés. Cette résistance a été introduite chez la variété « Roazon » sélectionnée à partir de l'hybride V.P.M. × Moisson. Cependant une partie seulement des facteurs de résistance portés par *Ae. ventricosa* a été transférée dans cette nouvelle variété. Il a donc paru utile de poursuivre cette tentative d'introgression en vue d'obtenir des géniteurs Blé tendre possédant la majeure partie de la résistance de l'*Aegilops*. Par ailleurs les *Aegilops ventricosa* et les Blés tétraploïdes utilisés à cet effet portent d'autres caractéristiques agronomiques favorables (bon comportement vis-à-vis des Rouilles, de l'Oïdium, d'*Heterodera avenae*, teneur élevée en protéine du grain...) que l'on se propose également d'introduire dans ce nouveau matériel. Dans ce programme la pression de sélection exercée vis-à-vis de la résistance au Piétin-verse fut supérieure à celle appliquée lors de la création des lignées V.P.M. mais les méthodes utilisées ne favorisent pas particulièrement les recombinaisons homéologues et les résultats obtenus montrent les éventuelles limites à l'introgression des caractéristiques agronomiques favorables d'*Ae. ventricosa* chez le Blé par des méthodes de sélection classique. L'étape ultérieure procédera de la recherche de nouvelles méthodes d'introgression et de sélection.

Matériel et méthodes

1. — *Matériel végétal*

Trois amphiploïdes : (*Ae. ventricosa* 10 × *T. dicoccum* 802), (D), obtenu par Y. CAUDERON, (*Ae. ventricosa* × *T. turgidum*), (T), reçu de RILEY et (*Ae. ventricosa* 11 × *T. aethiopicum* 1A), (A), obtenu par F. DOSBA constituent le matériel de base de notre étude. Plusieurs Blés tétraploïdes différents ont été utilisés comme espèces « ponts » afin de diversifier l'origine des génomes A et B des nouveaux géniteurs de résistance au Piétin-verse.

Sept croisements ont été réalisés entre ces amphiploïdes et quatre Blés tendres. Les deux premiers amphiploïdes ont été croisés par « Cappelle », « Moisson » et la lignée de printemps » [(Fortschritt × N 293) × V 81-12] 52.8.3 », qui sont très différents pour la plupart de leurs caractéristiques agronomiques (tabl. 1). « Top », utilisé en croisement avec (*Ae. ventricosa* 11 × *T. aethiopicum* 1A) était le Blé français le plus prometteur du moment (1970).

Après un rétrocroisement par ces Blés et une année d'autofécondation, le matériel a été croisé avec cinq lignées demi-naines de Blé tendre d'origines variées pour accroître encore la variabilité du matériel final (tabl. 1). En effet, parmi ces lignées, certaines sont des Blés de force : « Naïnari 60S », « Courtôt », d'autres apportent la résistance à l'Oïdium : « US 60 (43) » × « Prieur 61.5.6.2. », « IN5 », d'autres la productivité : « Courtôt », « Yecora 70 ».

TABLEAU I

Caractéristiques des Blés tendres utilisés

Lignées	Code	Origine	Type de développement	Niveau résistance Piétin-verse	Taille
« Cappelle »	C	France	hiver	assez bon	assez haute
« Moisson ».	M	France	hiver	mauvais	moyenne
« [(Fortschritt × N293) × V 81-12]52-8-3 »	P	France	printemps	mauvais	assez haute
« Top »	*To*	France	hiver	moyen	courte
« (Mex 50 × B 21) » = « Courtôt ».	MB	France	printemps	mauvais	demi-naine
« In 5 » = « (E 4845) » . .	I	Indes	printemps	mauvais	—
« Naïnari 60 S »	N	États-Unis	printemps	mauvais	—
« Yecora 70 »	Y	États-Unis	printemps	mauvais	—
« (US 60 (43) × Prieur)61.5. 6.2. »	U	France	hiver	moyen	—

A ce niveau il y avait donc 35 croisements différents. La généalogie du matériel ainsi que les différentes analyses effectuées à chaque génération sont récapitulées dans le tableau 2.

2. — *Méthodes cytologiques*

Le dénombrement des chromosomes a été réalisé sur des plantules ayant un bon comportement vis-à-vis du Piétin-verse pendant les trois générations qui ont suivi les croisements entre les amphiploïdes et les Blés. Les comptages chromosomiques ont été effectués sur méristèmes racinaires, placés dans une solution saturée d'α bromonaphtalène (16 heures à 5 °C), fixés dans l'acide acétique (90 p. cent) pendant une demi-heure et colorés en utilisant la réaction nucléale de Feulgen après hydrolyse dans HCl (IN), 12 minutes à 60 °C. Les examens en métaphase I de méiose ont été faits sur un frottis d'étamines dans le carmin acétique ferreux après fixation dans le Carnoy additionné de perchlorure de fer et stockage dans l'alcool à 70°. L'analyse du comportement méiotique a porté sur toutes les plantes dénombrées au préalable. Dans les dernières générations, un sondage a permis de suivre, chaque année, l'évolution du matériel du point de vue de la régularité méiotique.

L'analyse de la structure chromosomique des Blés est déduite comparativement à celle de « Chinese Spring ». Cette variété est en effet considérée comme ayant la structure primitive des blés et sert de témoin de référence (LARSEN, 1973). La détection et l'appréciation de l'importance des translocations a été réalisée selon la méthode classiquement utilisée (RILEY *et al.*, 1967). Ces Blés, ainsi que leurs différents progéniteurs, ont été aussi étudiés les uns par rapport aux autres du point de vue de leur structure chromosomique.

TABLEAU 2

Généalogie des descendances d'amphiploïdes et analyses du matériel à chaque génération

Amphiploïde	F_1	F_1 de R_1	F_2 de R_1	F_1 de R_2	F_2 de R_2	F_3 de R_2	F_4 de R_2	F_5 de R_2
(*Ae. ventricosa* × *T. turgidum*								
	TC	TC^2	TC^2-	TC^2- MB I N Y U	TC^2- MB- I- N- U-	TC^2- MB- - I- - U- -	TC^2- MB- - - U- - -	TC^2- MB- - - - U- - - -
T	TM	TM^2	TM^2-	TM^2-	TM^2-	TM^2-	TM^2-	TM^2-
	TP	TP^2	TP^2-	TP^2-	TP^2-			
c(*)	c	c	c	c c	c			
p.v.p.(**)		p.v.p.	p.v.p.	p.v.p.	p.v.p. et p.v.a(***)	p.v.p. et p.v.a	p.v.a	p.v.p. et p.v.a
(*Ae. ventricosa* 10 × *T. dicoccum* 802)								
	DC	DC^2	DC^2-	DC^2- MB I N Y U	DC^2- N- Y U-	DC^2- N- - U- -	DC^2- N- - - U- - -	DC^2- N- - - - U- - - -
D	DM	DM^2	DM^2-					
	DP	DP^2	DP^2-	DP^2-	DP^2-			
c	c	c	c	c	c	c		
p.v.p.		p.v.p.	p.v.p.	p.v.p.	p.v.p. et p.v.a	p.v.p. et p.v.a	p.v.a	p.v.p. et p.v.a
(*Ae. ventricosa* 11 × *T. aethiopicum* 1A)								
				MB I N Y U	MB- N- U-	MB- - N- - U- -		
A	ATo	ATo^2		ATo^2	ATo^2	ATo^2		
c								
p.v.p.	c	c		c	c	c		
				p.v.p	p.v.p. et p.v.a.			

(*) c : analyse cytologique.
(**) p.v.p. : test Piétin-verse au stade plantule.
(***) p.v.a. : test Piétin-verse au stade adulte.

3. — *Techniques d'inoculation et de notation pour l'analyse de la résistance au Piétin-verse*

De la génération F_1 à la génération F_2 de R_2, les infections sont réalisées en châssis froid ou en tunnel par pulvérisation de mycélium cultivé sur milieu artificiel puis broyé (PONCHET, 1959). Les notations sont faites au stade plantule par observation des symptômes sur les graines.

A partir de la génération F_2 de R_2, une implantation au champ permet d'observer le comportement au stade adulte.

Les infections sont alors réalisées par épandage de chaumes colonisés provenant de cultures de l'année précédente très attaquées par le Piétin-verse. Les notations sont effectuées par section de la tige aux endroits attaqués, après épiaison. Les tiges sont classées en deux catégories : celles qui ont plus de 50 p. cent de leur section envahie par le Piétin-verse et celles qui en ont moins. Les calculs statistiques sont réalisés après transformation angulaire de Bliss : Arc. sinus $\sqrt{\text{pourcentage}}$ de tiges ayant plus de 50 p. cent de leur section envahie par le Piétin-verse (DOUSSINAULT, 1973).

4. — *Techniques de sélection*

Jusqu'à la génération F_2 de R_2, un nombre chromosomique aussi voisin que possible de 42 et un très bon niveau de résistance au Piétin-verse constituent les deux critères retenus. Après le dernier rétrocroisement les observations sont effectuées en pépinière classique, le double exact de la pépinière est implanté dans les essais Piétin-verse et Septoriose. La sélection est faite sur le comportement vis-à-vis du Piétin-verse, de la Septoriose et des caractères agronomiques observés en pépinière. La sélection pour la Septoriose commencée en F_1 de R_2 consiste à retenir les plantes ayant les grains les moins échaudés après inoculation artificielle à l'anthèse. Le comportement du matériel vis-à-vis de *S. nodorum* n'est pas encore précisé puisque d'une part l'on ne possède pas de technique sûre pour juger le comportement individuel des plantes et que d'autre part aucun essai Septoriose avec répétitions n'a été noté jusqu'à présent. Nous ne parlerons donc pas du matériel issu de cette sélection.

Résultats

1. — *Évolution cytologique du matériel*

Les amphiploïdes de départ avaient tous 56 chromosomes et une méiose régulière. De la génération F_1 à la génération F_4 de R_2, le nombre de chromosomes est passé de 49 à 42 chromosomes (tabl. 3). A partir de la génération F_1 de R_2 le nombre chromosomique est pratiquement stabilisé à 42. Il faut noter toutefois qu'il existait un certain nombre d'aneuploïdes qui ont été éliminés. Le comportement méiotique se stabilise également au fur et à mesure des rétrocroisements des amphiploïdes par différentes lignées; mais on observe généralement une recrudescence des anomalies méiotiques à la génération suivant le rétrocroisement (tabl. 4 et 5). On peut remarquer que le nombre d'univalents, de bivalents droits et de

(***) p.v.a. : test Piétin-verse au stade adulte.

TABLEAU 3

Évolution du nombre de chromosomes de quatre descendances d'amphiploïdes au cours des générations en sélection

Famille F_2 de R / Génération	DC²- U- -		DC²- N- -		TC²- U- -		TM²- MB- -		ATo²- MB- -	
	Extrêmes	Mode	Extrêmes	Mode	Extrêmes	Mode	Extrêmes	Mode	Extrêmes	Mode
F_1		49		49	47-50	49	47-49	49	47-49	48
F_1 de R_1 . .	42-46	45	42-46	45	41-46	46	41-49	43	40-46	45
F_2 de R_1 . .	41-44	43	41-44	43	41-44	42	41-45	42		
F_1 de R_2 . .		42		42		42		42	40-46	41
F_2 de R_2 . .		42					41-42	42	41-43	42
F_3 de R_2 . .		42		42		42				42

multivalents est plus élevé dans les générations suivant les rétrocroisements que dans celles issues d'autofécondation. La régularisation du comportement méiotique se produit assez rapidement puisque dès la génération F_3 de R_2, le comportement méiotique des lignées est équivalent à celui d'un Blé normal.

Dans les générations suivant les croisements avec les différents Blés, l'apparition d'anomalies méiotiques notamment la formation de multivalents, nous a conduits à émettre l'hypothèse qu'elles étaient dues essentiellement à des différences de structure chromosomique entre les Blés. Chacun des géniteurs a donc été croisé avec la variété « Chinese spring », considérée comme ayant la structure primitive des Blés. Le tableau 6 met en évidence le fait que tous les Blés étudiés, excepté « Courtôt » et les lignées « [(Fortschritt × N 293) × V 81-12]52.8.3. et « Naïnari 60S », diffèrent de « Chinese spring » par *au moins* une translocation réciproque. L'analyse en méiose de tous ces géniteurs n'a révélé chez aucun d'entre eux la présence de multivalents, excepté pour la variété « Cappelle »; en effet pour les deux plantes analysées, 5 cellules sur 100 observées ont présenté un trivalent ou un quadrivalent. Après croisements réciproques entre « Chinese Spring » et la lignée étudiée, il y a concordance entre les résultats obtenus. Toutefois une différence notable existe pour les croisements avec *T. aethiopicum* IA, ceci est sans doute dû au fait que l'un des croisements a été effectué en 1971 et l'autre en 1975, et que *T. aethiopicum* IA, à forte tendance allogame, n'est pas fixé.

Afin de savoir si des translocations réciproques par rapport à « Chinese Spring » sont communes à plusieurs Blés, des croisements ont été réalisés entre les Blés ascendants d'une lignée. Le tableau 7 met en évidence que les Blés intervenant dans la création de lignées conservées après sélection diffèrent tous deux à deux par *au moins* deux translocations réciproques excepté pour le couple « Cappelle » et « Nainari 60S » qui n'en présente qu'une seule (pl. I, fig. 1 et 2). Or le tableau 6 met en évidence l'homologie de structure de « Chinese Spring » et « Nainari 60S ». « Cappelle » devrait donc différer de « Nainari 60S » par deux translocations. Il est possible que le nombre de cellules observées ait été insuffisant pour faire apparaître une légère différence entre ces deux Blés. Pour certains hybrides notamment celui résultant du croisement « *T. dicoccum* 802 » × « Cappelle », la fréquence des cellules présentant un hexavalent est très élevée. Plusieurs hypothèses peuvent être

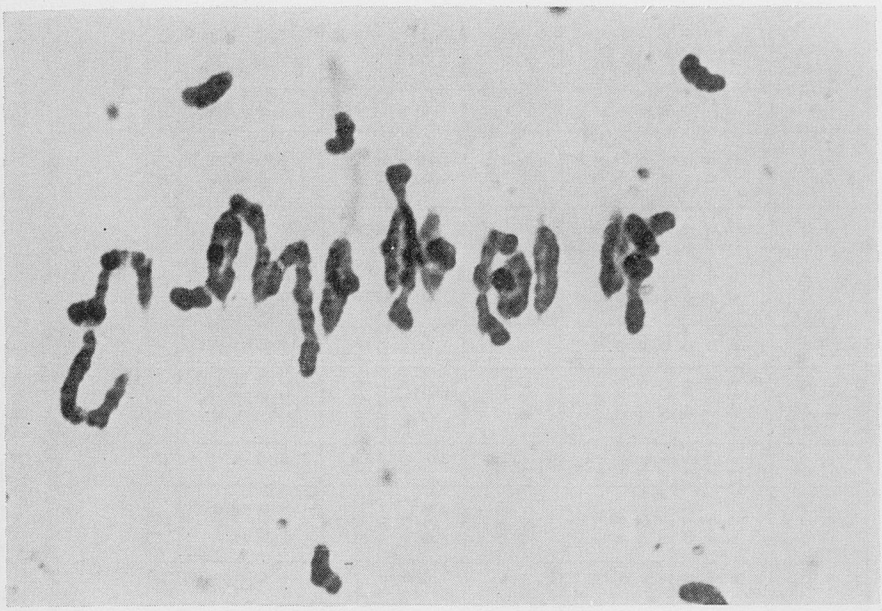


FIG. 1. — *Métaphase I de l'hybride T.* aethiopicum 1A × « *Top* » : $7^{I} + 10^{II} + 2^{IV}$ (× *env. 2 400*).

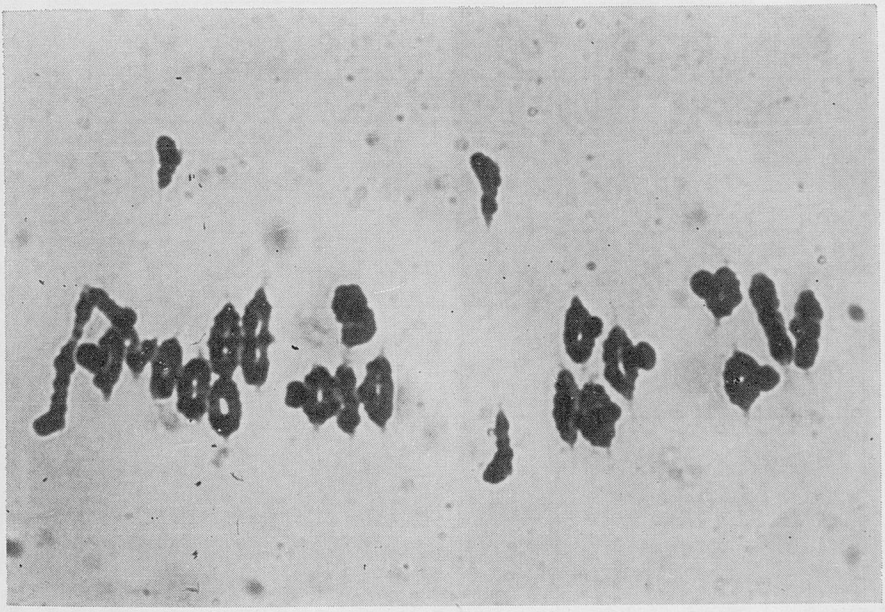


FIG. 2. — *Métaphase I de l'hybride* «*Cappelle*» × « *US* 60 (43) × «*Prieur*») *61-5-6-2* » : $19^{II} + 1^{IV}$ (× *env. 2 400*).

TABLEAU 4

Comportement méiotique global à chaque génération des plantes issues de rétrocroisements des amphiploïdes D, T ou A par les lignées de Blé tendre « Moisson » (M) « 52-8-3 » (P), « Top » (To), « Courtôt » (MB), « Nainari 60S » (N), « US 60 (43) × Prieur » (U), « IN5 » (I) et « Yecora » (Y)

Génération	Origine	Nombre de plantes	2n	Nombre de cellules	II		II d + a		II		Ia		III		IV		Autres multivalents	
					(1)	(2)	(1)	(2)	(1)	(2)	(1)	(2)	(1)	(2)	(1)	(2)	(1)	(2)
F_1	DM	3	49	57	9	5-17	18	13-22	8	7-18	7	4-11	1	0-3	0	0-2	0	0-1
	DP	2	49	30	9	9-17	19	14-20	10	7-14	7	5-11	0	0-1	0	0-1		
	TM	3	49	70	9	5-19	18	13-22	9	5-14	7	4-12	0	0-2	0	0-1	0	0-1
	TP	2	49	32	13	6-21	18	13-21	11	8-13	8	2-14	0	0-1	0	0-1		
F_1 de R_1	DP^2	1	44	50	2	1-7	19	17-21	6	3-11	14	10-19	1	0-2	0	0-1		
	TM^2	1	43	55	3	1-9	20	17-21	4	0-9	17	12-21	0	0-1	0	0-1		
	TP^2	2	43	101	1	0-3	21	19-21	4	1-9	17	12-18	0	0-1	0	0-1		
	ATo^2	3	43	151	5	1-13	19	15-21	6	0-12	14	7-21	0	0-1	0	0-1	0	0-1
F_2 de R_1	TM^2	3	42	120	0	0-12	21	15-21	4	0-13	18	5-21						
	TP^2	3	42	76	0	0-6	21	16-21	2	0-7	18	12-21	0	0-1	0	0-1		
F_1 de R_2	TM^2-MB	3	42	111	0	0-6	19	15-21	3	1-10	16	9-21	0	0-2	1	0-2		
	TM^2-N	3	42	150	0	0-4	19	15-21	5	0-8	14	10-20	0	0-2	1	0-2		
	TC^2-N	1	42	50	0	0-2	19	15-20	4	0-6	14	10-18	0	0-2	1	0-3		
	TC^2-U	4	42	200	2	0-7	18	14-21	4	0-10	14	9-19	0	0-3	1	0-3	0	0-1
	TP^2-I	5	42	250	2	0-6	18	15-21	3	0-12	15	8-20	0	0-2	1	0-2		
	TP^2-N	1	42	50	0	0-4	19	17-21	2	1-8	16	12-19	0	0-1	1	0-2		
	TP^2-Y	1	42	50	0	0-6	19	16-21	4	0-7	14	12-20	0	0-2	1	0-2	0	0-1
F_2 de R_2	TC^2-U-	3	42	100	0	0-4	20	17-21	2	0-7	17	13-20	0	0-2	0	0-1		
	AT*o*-MB-	1	42	30	0	0-2	21	19-21	2	2-6	18	14-21			0	0-1		

(1) Mode.
(2) Extrêmes.

TABLEAU 5

Comportement méiotique des plantes issues des rétrocroisements de l'amphiploïde Ae. ventricosa *10* × *T.* dicoccum *802* (*D*) *par les lignées de Blé* « *Cappelle* » (*C*) *et* « (*US 60* (*43*) × « *Prieur* ») *61-5-6-2* » (*U*)

Génération	Généalogie	Nombre de plantes	2*n*	Nombre de cellules	I	II	II	III	IV	Autres multi-valents	Nombre de chiasmata par chromosome
Amphiploïde . . .	D	3	56	60	(1)2,80 (2)2-10	9,48 3-18	17,08 10-20				0,78
F_1	DC	1	49	25	8,84 5-15	8,44 5-14	9,60 6-15	0,48 0-2	0,44 0-2	0,16 0-1	0,63
F_1 de R_1	DC^2	1	42	50	0,30 0-3	3,66 1-9	15,46 12-19	0,14 0-2	0,70 0-2	0,04 0-1	0,89
	DC^2	1	43	25	0,40 0-2	2,96 0-6	14,00 13-17	0,80 0-1	0,20 0-2	0,92 0-1	0,86
	DC^2	2	44	100	2,40 1-6	4,90 1-10	15,02 10-19	0,34 0-1	0,17 0-1	0,01 0-1	0,82
F_2 de R_1	DC^2	2	43	60	1,27 1-4	2,01 0-6	18,60 15-21	0,28 0-2			0,92
	DC^2 147	1	44	30	2,10 1-8	3,23 0-7	17,17 11-21	0,36 0-1			0,87
F_1 de R_2	DC^2 30U-	3	42	150	1,23 0-4	4,66 0-11	14,55 9-20	0,07 0-2	0,48 0-2		0,85
	DC^2 84U-	5	42	250	0,49 0-4	2,77 0-9	16,95 12-21	0,07 0-2	0,46 0-2		0,92
F_2 de R_2	DC^2 30U--	4	42	200	1,29 0-5	3,17 0-7	16,78 13-21	0,09 0-1	0,15 0-1		0,89
	DC^2 84U--	6	42	300	0,54 0-4	2,26 0-9	17,70 11-21	0,04 0-2	0,31 0-2		0,92
F_3 de R_2	DC^2 30U 1.2-	2	42	100	0,20 0-2	2,68 1-7	18,18 14-21		0,02 0-1		0,93
	DC^2 84U 4.2.1- . . .	1	42	50	0,04 0-2	1,70 1-6	19,16 15-21		0,06 0-1		0,96

(1) Moyenne.
(2) Extrêmes.

(1) Moyenne.
(2) Extrêmes.

TABLEAU 6

Comportement méiotique des hybrides entre « Chinese Spring », (C.S), et différents Blés ou Aegilops *et pourcentage de cellules avec des multivalents*

		Nombre de plantes observées	Nombre de cellules analysées	I	II	III	IV	Autres multi-valents	% de cellules avec		
									1III ou 1IV	2III ou 2IV ou 1 multivalent	3III ou IV ou 2 multivalents
C.S. (génomes ABD)	× *Ae. ventricosa* vent. 10 . (D^{v}M^{v})	2	150	24,19 18-31	5,15 2-8	0,17 0-1			17,30		
«	× *T. dicoccum* 802 . . . . (AB)	2	80	7,09 5-11	12,57 9-14	0,20 0-1	1,04 0-2	0,04 0-2	60,00	2,50	1,25
«	× *T. turgidum* 228 . . . . (AB)	9	451	7,17 5-12	13,84 10-15	0,04 0-1	0,07 0-1		4,66		
«	× *T. aethiopicum* 1A . . . (AB)	8	419	7,28 5-13	13,75 11-15	0,02 0-1	0,03 0-1		5,01	0,05	
T. aethiopicum 1A	× C.S.	3	240	7,65 5-13	11,95 10-14	0,07 0-1	0,80 0-2		86,67	0,84	
« Moisson » (ABD)	× C.S.	11	367	0,60 0-7	18,01 13-21	0,17 0-3	1,14 0-3	0,05 0-1	55,04	35,97	4,36
C.S.	× « Moisson »	9	277	0,89 0-8	18,09 15-21	0,12 0-3	1,13 0-2		65,70	29,24	0,72
C.S.	× « Fortschitt 52.8.3 » . .	3	130	0,35 0-4	20,82 19-21						
C.S.	× « Cappelle »(*)								64	3	
C.S.	× « Top »	7	304	0,57 0-5	18,82 17-21	0,07 0-1	0,89 0-2		24,67	2,96	
C.S.	× « Naïnari » 60 S) . . .	1	110	0,13 0-4	20,94 19-21						
C.S.	× « Courtôt »(**)	3	143	0,58 0-4	20,71 19-21						
C.S.	× « IN5 »	1	60	0,90 2-4	20,45 18-21		0,05 0-1		5,00		
C.S.	× « US 60 (43) × Prieur »	6	330	0,45 0-6	20,71 18-21	0,003 0-1	0,02 0-1		1,80		
« US 60 (43) × Prieur »	× C.S.	4	225	0,54 0-6	20,72 18-21	0,004 0-1	0,004 0-1		0,90		
« Yecora 70 »	× C.S.	6	280	0,40 0-6	20,42 17-21		0,19 0-2		17,50	0,71	

(*) D'après RILEY *et al.* 1967.
(**) D'après les résultats communiqués par Y. CAUDERON.

TABLEAU 7

Comportement méiotique d'hybrides F_1 réalisés entre différents Blés étant intervenus dans les descendances d'amphiploïdes

	Nombre de plantes observées	Nombre de cellules analysées	I	II	III	IV	Autres multivalents	% de cellules avec 1III ou 1IV	% de cellules avec 2III ou IV ou 1 multivalent	% de cellules avec 3III ou IV ou 2 multivalents
T. dicoccum 802 × « Cappelle »	2	120	(1)6,93	10,31	0,46	0,23	0,88	7,50	51,67	40,83
			(2)5-11	7-13	0-3	0-2	0-2			
T. dicoccum 802 × « US 60 (43) × Prieur »	2	115	7,13	11,77	0,27	0,88		69,57	20,87	0,87
			5-11	8-14	0-1	0-2				
T. aethiopicum IA × « Top »	4	220	7,75	10,47	0,17	1,42	0,02	35,00	60,00	2,73
			6-13	7-14	0-1	0-2	0-1			
T. aethiopicum IA × « Naïnari 60 S »	2	80	7,45	11,98	0,10	0,82		85,00	3,75	
			6-15	8-14	0-1	0-1				
T. aethiopicum IA × « US 60 (43) × Prieur »	4	200	7,50	11,74	0,22	0,83	0,01	75,00	14,00	1,00
			5-11	9-14	0-3	0-2	0-1			
« Cappelle » × « Naïnari 60 S »	1	100	0,10	20,77		0,09		9,00		
			0-2	18-21		0-1				
« Cappelle » × « Moisson »	2	165	0,50	18,86	0,04	0,92		89,09	4,85	
			0-4	16-21	0-2	0-2				
« Cappelle » × « US 60 (43) × Prieur »	4	210	0,26	19,17	0,03	0,82		84,26	0,48	
			0-5	16-21	0-1	0-2				
« Top » × « US 60 (43) × Prieur »	3	109	0,39	19,20	0,06	0,75		70,64	5,50	
			0-3	16-21	0-1	0-2				
« Naïnari 60 S » × « Top »	4	160	0,73	18,75	0,11	0,86		74,38	11,25	
			0-5	15-21	0-1	0-2				
« IN 5 » × « Moisson »	7	201	0,60	17,54	0,17	1,42	0,02	37,31	47,76	9,95
			0-7	15-21	0-2	0-3	0-1			

(1) Moyenne.
(2) Extrêmes.

émises pour expliquer ces configurations chromosomiques, par exemple la présence de deux segments transloqués sur un chromosome de « *T. dicoccum* 802 » par rapport à « Cappelle » ou la formation de translocations en tandem concernant trois chromosomes de « Cappelle » et de « *T. dicoccum* 802 ». Étant donné les irrégularités observées chez « Cappelle », nous ne tiendrons compte pour l'interprétation des résultats que des pourcentages de cellules, présentant des multivalents, supérieurs ou égaux à 5. La figure 3 récapitule les translocations réciproques différenciant les

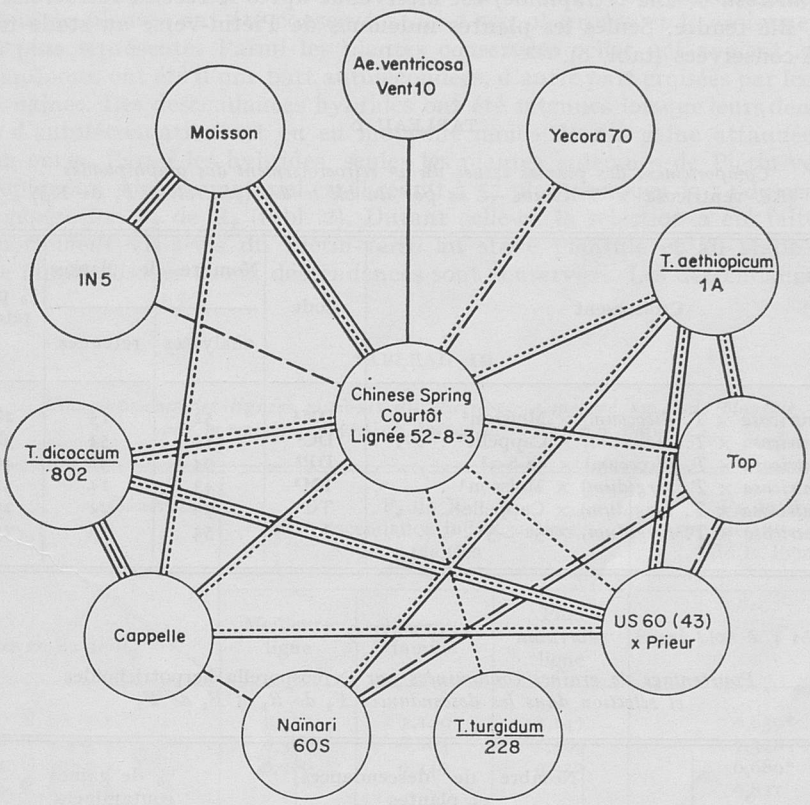


FIG. 3. — *Diagramme faisant apparaître le nombre minimum de translocations réciproques qui différencient les Blés. Chaque ligne reliant les différents Blés correspond à une translocation.*

———— translocation importante
—— —— translocation peu importante
- - - - - - - translocation probable.

Blés intervenant dans un même croisement. Par souci d'exactitude seules ont été considérées comme certaines les translocations réciproques détectées par un pourcentage de cellules présentant un ou plusieurs multivalents au moins égal à 5. L'hypothèse concernant l'explication des anomalies méiotiques apparues après les rétrocroisements est donc confirmée. Il ne semble pas par ailleurs que ce soit un obstacle majeur à la stabilité cytologique du matériel génétique dans les étapes ultérieures.

2. — *Évolution de la résistance au Piétin-verse*

Les amphiploïdes utilisés ont une résistance au Piétin-verse, qui au stade plantule n'est pas significativement différente de celles des *Aegilops ventricosa* de départ (DOUSSINAULT et F. DOSBA, 1977). La moyenne des F_2 entre ces amphiploïdes et les Blés tendres est intermédiaire entre celles des parents.

La première phase de la sélection à partir du matériel issu des amphiploïdes (*Ae. ventricosa* × Blé tétraploïde) est intervenue après le second rétrocroisement par un Blé tendre. Seules les plantes indemnes de Piétin-verse au stade tallage ont été conservées (tabl. 8).

TABLEAU 8

Comportement des plantes issues du 2e rétrocroisement des amphiploïdes (Ae. ventricosa × Triticum — *4x par un blé tendre* (*génération* F_1 de R_1))

Croisement	Code	Nombre de plantes		% plantes retenues
		analysées	retenues	
(*Ae. ventricosa* × *T. dicoccum*) × Moisson²	DM²	52	15	28,85
(*Ae. ventricosa* × *T. dicoccum*) × Cappelle²	DC²	141	54	38,30
(*Ae. ventricosa* × *T. dicoccum*) × 52-8-3²	DP²	94	38	40,43
(*Ae. ventricosa* × *T. turgidum*) × Moisson²	TM²	43	14	32,56
(*Ae. ventricosa* × *T. turgidum*) × Cappelle²	TC²	79	22	27,85
(*Ae. ventricosa* × *T. turgidum*) × 52-8-3²	TP²	54	15	27,78

TABLEAU 9

Pourcentage de graines contaminées par Cercosporella herpotrichoides *et sélection dans les descendances* F_2 *de* R_1 *et* F_1 *de* F_2

Code du croisement	Origine	Nombre de descendances et plantes		% de gaines contaminées		
		observées	retenues	Moyen	Meilleure descendance	Plus mauvaise descendance
DM²-	Versailles	24 (360 pl.)	0	10,28	5,14	17,26
DM²	Rennes	5 (150 pl.)	0	9,85	7,76	11,37
DC²-	R	9 (270 pl.)	1 (6 pl.)	7,95	4,78	10,92
DP²-	R	6 (180 pl.)	1 (4 pl.)	9,85	2,60	5,36
TM²-	V	14 (210 pl.)	2 (8 pl.)	6,59	2,54	10,48
TM²-	R	3 (90 pl.)	1 (4 pl.)	4,42	3,76	4,96
TC²-	R	4 (120 pl.)	1 (4 pl.)	4,80	3,20	5,95
TP²-	R	4 (120 pl.)	1 (8 pl.)	4,78	4,25	5,53
AT*o*²	V	(62 pl.)	(10 pl.)		—	—

Après un tri portant sur le nombre de chromosomes, la descendance des plantes retenues à la génération F_2 de R_1 a été analysée également au stade tallage pour son comportement vis-à-vis du Piétin-verse (tabl. 9). A ce matériel sont venues se joindre des descendances analogues issues de plantes cultivées à Versailles n'ayant subi aucune sélection pour le Piétin-verse, ainsi que des plantes issues du rétrocroisement par « Top » de l'hybride (*Ae. ventricosa* II × *T. aethiopicum* IA) × « Top ». On peut remarquer que la sélection pour la résistance au Piétin-verse l'année précédente a eu pour seul effet d'éliminer les plantes sensibles dans les croisements TM_2 et DM_2. Le taux de sélection à ce stade a été extrêmement sévère puisque 44 plantes ont été conservées sur 1 500 observées et le croisement DM_2 n'est plus représenté. Parmi les plantes conservées celles qui avaient 42 et 43 chromosomes ont été d'une part autofécondées, d'autre part croisées par les lignées demi-naines. Les descendances hybrides ont été retenues lorsque leurs demi-frères issus d'autofécondation ont eu en moyenne moins de 1,2 gaine attaquée par le Piétin-verse. Parmi les hybrides, seules les plantes indemnes de Piétin-verse ont été repiquées. Ainsi le matériel est-il réduit à 57 plantes issues de 14 descendances à la génération F_2 de R_2 (tabl. 2). Durant celle-ci, la sélection a été faite sur le comportement vis-à-vis du Piétin-verse au stade plantule et au stade adulte, treize familles issues de six descendances sont conservées. Les descendances ATo^2

TABLEAU 10

Comportement des lignées vis-à-vis du Piétin-verse mesuré au stade plantule par le nombre moyen de gaines attaquées par plante

Génération / Lignées en F_5 de R_2	F_3 de R_2 sur descendance individualisée des plantes			F_5 de R_2 sur mélange grain de la ligne
	Meilleure ligne	Moyenne famille	Plus mauvaise ligne	Essai bloc à 3 répétitions
$DC^{2}30$ N 2-1-3-2	0,533	1,129	2,147	0,659*
$DC^{2}30$ U 1-4-3-4	0,383	0,883	1,469	1,326
$DC^{2}84$ U 3-2-7-2	0,206	0,240	0,320	0,680*
$DC^{2}84$ U 3-2-7-3				0,821
$DC^{2}84$ U 3-2-14-1				0,726*
$DC^{2}84$ U 3-3-12-3				0,676*
$DC^{2}84$ U 3-3-12-6				0,616*
$DC^{2}84$ U 3-3-12-9				0,589*
$DC^{2}84$ U 4-2-10-1	0,421	0,857	2,196	0,986
$DC^{2}84$ U 4-2-10-5				1,107
$DC^{2}84$ U 11-3-8-4	0,792	1,350	2,050	0,549*
$TC^{2}6$ U 4-1-6-1	0,729	0,775	1,145	0,850
$TC^{2}6$ U 4-1-6-6				0,598*
$TM^{2}7$ MB 3-1-8-5	0,750	1,285	2,090	1,078
VPM 1-1-1-2 R_4	0,355			1,487
« Cappelle »	1,658			3,847
« Moisson »	3,187			—

— Les variétés marquées * sont significativement moins atteintes que VPM 1.1.1.2 R4.

TABLEAU II

Comportement des lignées vis-à-vis du Piétin-verse mesuré au stade adulte par le pourcentage de tiges ayant plus de 50 p. cent de leur section attaquée par le Piétin-verse (après transformation angulaire de Bliss)

Génération / lignées en F_4 de R_2	F_2 de R_2 sur descendance de plantes	F_3 de R_2 individualisée	F_4 de R_2 sur mélange grain de la ligne
	Ligne retenue	Ligne retenue	Essai bloc à 3 répétitions
$DC^2$30 N 2-1-3	51,4	48,2	46,6
$DC^2$30 U 1-4-3	53,6	50,6	45,4
$DC^2$84 U 3-2-7	38,1	49,6	42,0*
$DC^2$84 U 3-2-14			49,3
$DC^2$84 U 3-3-12			44,3*
$DC^2$84 U 4-2-10	50,8	47,3	46,5
$DC^2$84 U 11-3-8	58,6	59,3	45,8
$TC^2$6 U 4-1-6	53,6	44,3	38,7*
$TM^2$7 MB 3-1-8	53,5	54,3	45,4
VPM 1-1-1-2 R_4	59,5	58,4	50,0
« Cappelle »	—	—	64,5

— Les variétés marquées * sont significativement moins atteintes que VPM 1-1-1-2 R4.

DP^2 et TP^2 disparaissent elles aussi à ce stade de la sélection vis-à-vis du Piétin-verse. Les tableaux 10 et 11 résument le comportement de ces familles de la F_2 de R_2 à la F_5 de R_2. On constate une bonne stabilité de la résistance au cours des années successives. A la génération F_4 de R_2 trois sont significativement supérieures à V.P.M. au stade adulte, et en F_3 de R_2 au stade plantule huit familles sur quatorze sont supérieures à V.P.M. Seulement trois croisements de départ : (*Ae. ventricosa* 10 × *T. dicoccum* 802) × « Cappelle », DC, (*Ae. ventricosa* × *T. turgidum*) × « Cappelle » TC, et (*Ae. ventricosa* × *T. turgidum*) × «Moisson», TM, ont donné des descendances retenues. Parmi les demi-nains, seuls figurent « US 60 (43) × Prieur », « Nainari 60S » et « Courtôt ».

Concernant le comportement vis-à-vis du Piétin-verse, certaines ligneés DC^2 84 U3.3.7.2., DC^2 84 U3.3.12.3., DC^2 84 U3.3.12.6 et $TC^2$6 U4.1.6.6. se montrent à la fois supérieures à « V.P.M. 1.1.1.2. R4 » au stade adulte en 1976 et au stade plantule en 1977. Il est donc vraisemblable que l'on ait réussi à dépasser la résistance au Piétin-verse de V.P.M. puisqu'une certaine stabilité pour le comportement vis-à-vis du Piétin-verse existe à la génération F_5 de R_2. La sélection pour la résistance au Piétin-verse a été efficace mais ce fut au détriment du maintien de la variabilité.

3. — *Caractéristiques agronomiques*

Par rapport à V.P.M., les lignées obtenues sont beaucoup plus courtes et leur résistance à la verse très supérieure. Parmi celles-ci, certaines sont résistantes à l'Oïdium, à la Rouille jaune et à la Rouille brune (tabl. 12). Sur le plan de la

TABLEAU 12

Caractéristiques des lignées retenues pour leur résistance au Piétin-verse à la génération F_5 de R_2

Caractéristiques / Lignées	Hauteur moyenne	Oïdium	Rouille jaune	Rouille brune	N × 5,7	Pelshenke	Rennes Rendement qx/ha 1977
DC²30 N 2-1-3-2 . . .	84	(1)1	(1)1	(1)1	17,20	151	36,4
DC²30 U 1-4-3-4 . . .	96	4	3 3(2)	1	14,95	106	
DC²84 U 3-2-7-2 . . .	123	6	4 4	1	16,75	25	
DC²84 U 3-2-7-3 . . .	121	6	3 3	1	16,55	123	
DC²84 U 3-2-14-1 . .	118	6	3 3	3	—	—	
DC²84 U 3-3-12-3 . .	122	6	3 3	3	17,70	21	
DC²84 U 3-3-12-6 . .	120	6	4 4	3	17,40	23	
DC²84 U 3-3-12-9 . .	121	6	5 4	3	17,55	23	
DC²84 U 4-2-10-1 . .	106	2	3 3	1	16,75	28	
DC²84 U 4-2-10-5 . .	102	3	3 3	1	17,05	81	
DC²84 U 11-3-8-4 . .	78	6	5 4	1	—	—	
TC² 6 U 4-1-6-1 . . .	66	4	1	3	14,60	57	39,3
TC² 6 U 4-1-1-6 . . .	70	3	3 3	3	14,35	22	
TM²7 MB 3-1-8-5 . . .	90	4	2 2	1	15,15	23	
VPM	130	5	1	1	17,70	81	
« Roazon »	94	6	1	1	13,40	40	48,7

(1) Note de sensibilité de 1 : pas d'attaque à 9 : très sensible.
(2) Type d'attaque : 2 : chlorose avec ou sans sores indéhiscents
3 : chlorose avec sores déhiscents et sporulation peu intense
4 : sores déhiscents sans chlorose et sporulation intense.

qualité, on note des taux de protéines élevés, de l'ordre de celui qui est enregistré chez V.P.M., tandis que certaines valeurs du test Pelshenke plus élevées laissent supposer une meilleure valeur boulangère. Pour les deux lignées les plus fixées, le rendement n'a pas dépassé 80 p. cent du témoin « Roazon ».

Chez certaines de ces lignées, on retrouve les glumes dures d'*Aegilops ventricosa* ou des grains à sillon très peu marqué : ce dernier caractère peut être intéressant en meunerie. Le poids de mille grains varie de 30 à 50 grammes. Quelques lignées ont des grains entièrement vitreux.

Certaines familles issues de « Nainari 60S » et « Courtôt » sont extrêmement précoces et probablement de type printemps.

Discussion

Le matériel obtenu à partir des amphiploïdes est actuellement en F_5 après le dernier croisement. Les résultats obtenus jusqu'à présent semblent prometteurs. Toutefois il convient de faire un certain nombre de remarques. Si les amphiploïdes

(*Ae. ventricosa* 11 × *T. aethiopicum* 1A) et (*Ae. ventricosa* 10 × *T. dicoccum* 802) sont issus de parents connus, il n'en est pas de même de l'amphiploïde (*Ae. ventricosa* × *T. turgidum*) reçu de RILEY. Toutefois leur comportement vis-à-vis du Piétin-verse est similaire (DOUSSINAULT et F. DOSBA, 1977). Il est à noter cependant qu'*Ae. ventricosa* 11, bien que non significativement différent d'*Ae. ventricosa* 10, est toujours supérieur à ce dernier dans l'ensemble des essais de comportement au Piétin-verse. Il aurait donc été préférable d'utiliser des amphiploïdes obtenus à partir de l'*Ae. ventricosa* 11 puisque c'est actuellement le meilleur géniteur de résistance au Piétin-verse connu. Lorsque le travail a débuté la résistance de celui-ci n'était pas encore confirmée et les amphiploïdes utilisés ont été testés pour leur comportement au Piétin-verse.

L'introduction de « Cappelle » dans les croisements a vraisemblablement contribué à améliorer le niveau global de résistance au Piétin-verse. En effet une analyse diallèle (DOUSSINAULT et DOUAIRE comm. pers.) entre différents Blés, dont « Cappelle », et le géniteur V.P.M. a montré que l'on pouvait sélectionner des lignées transgressives à partir du croisement V.P.M. × « Cappelle ». Il est vraisemblable que dans les descendances d'amphiploïdes, de telles transgressions aient été sélectionnées puisque les meilleures lignées pour le comportement au Piétin-verse comprennent toutes « Cappelle » dans leur généalogie.

Les rétrocroisements par les lignées demi-naines apportent un élément nouveau par rapport au géniteur V.P.M. Ce dernier dépasse 1,30 m de hauteur alors que certaines lignées sélectionnées dans les descendances d'amphiploïdes ne dépassent pas 70 cm. Par ailleurs, le comportement moyen de la lignée U vis-à-vis du Piétin-verse explique la fréquence élevée des familles ayant ce géniteur dans leur généalogie (tabl. 1 et 12).

Un taux très élevé de sélection pour la résistance au Piétin-verse, pour le nombre de chromosomes et pour la régularité méiotique a sans doute limité rapidement les possibilités de recombinaisons éventuelles en supprimant les plantes présentant des chromosomes additionnels ou des méioses irrégulières, et a sûrement entraîné des pertes de matériel pouvant présenter un certain intérêt. Il est à noter que les perturbations méiotiques dues à l'introduction dans un même génotype de Blé présentant des structures chromosomiques différentes ne constitue pas un obstacle majeur à la sélection du matériel génétique. En effet des travaux récents (LARSEN, 1973, BAIER *et al.*, 1974) ont montré qu'un grand nombre de Blés étudiés présentent de telles translocations réciproques par rapport à « Chinese Spring ». De plus les analyses effectuées à Rennes ont montré que la translocation 5B-7B de « Vilmorin 27 » et d' « Hybride du Joncquois » par rapport à « Chinese Spring » se retrouve chez la majorité des Blés qui en dérivent. La présence de translocations réciproques ne semble pas constituer un obstacle à l'obtention de plantes ayant un phénotype normal. Un contrôle cytologique en fin de sélection permettra de vérifier cette hypothèse sur le matériel présenté ici.

La part respective des caractères apportés dans les lignées issues des amphiploïdes par les géniteurs Blés ou *Aegilops* est peu connue. Certaines caractéristiques peu favorables concernant la dureté des glumes, la sensibilité au froid ou la faible productivité viendraient d'*Aegilops ventricosa* et (ou) des Blés tétraploïdes. Mais il apparaît nettement que la variabilité s'est considérablement accrue en ce qui concerne les caractéristiques du grain (grosseur, vitrosité, marque du sillon) et de résistance aux parasites, notamment au Piétin-verse.

Conclusion

Il est très vraisemblable qu'à partir des descendances d'amphiploïdes on atteindra un niveau de résistance au Piétin-verse sensiblement analogue à celui que l'on peut sélectionner à partir du croisement « V.P.M. » × « Cappelle ». Mais, dans le cas présent, la base génétique de départ a été considérablement élargie et la création d'une variabilité plus grande devrait favoriser la sélection de géniteurs présentant des caractéristiques nouvelles ou améliorées par rapport à « V.P.M. » Ainsi celui-ci ne serait plus le seul géniteur de la résistance au Piétin-verse. L'analyse de cette variabilité n'est d'ailleurs pas complète puisque le comportement vis-à-vis du froid, de la Fusariose, des Nématodes et la productivité ne sont pas encore connus de manière précise.

La création d'une variabilité accrue devrait donner aux sélectionneurs de Blé en France la possibilité de créer des lignées plus diversifiées et répondant mieux à certaines exigences culturales.

Nous envisageons d'une part d'introduire les meilleurs géniteurs dans des programmes de sélection, d'autre part de recombiner des géniteurs issus de la sélection pour le Piétin-verse et de la sélection pour la Septoriose ayant des origines aussi différentes que possible pour aboutir à un géniteur résistant à de nombreux parasites, de taille courte et de bonne valeur boulangère.

Par ailleurs, les méthodes de sélection utilisées (qui sont celles de la sélection classique) ne sont pas vraiment adaptées au matériel créé; il semble en effet qu'il faille mettre au point des techniques pour optimiser les recombinaisons entre chromosomes homologues ou homéologues. Ceci est envisagé dans le cadre de l'utilisation en sélection des lignées d'addition Blé × *Ae. ventricosa* (F. DOSBA et DOUSSINAULT, 1977) et d'une étude comparative des différentes méthodes de sélection appliquées à ce matériel.

Reçu pour publication en juillet 1977.

Remerciements

Nous remercions vivement toutes les personnes qui ont contribué à ce travail, et toutes celles qui ont aidé à sa rédaction.

Nous remercions particulièrement M. BERNARD et G. SALESSES qui ont accepté d'être les lecteurs de cet article, et nous ont apporté leurs critiques constructives.

Summary

Obtention of wheat lines with favourable agronomical characteristics of Aegilops ventricosa

The aim of this study is to obtain various genitors resistant to Eyespot and presenting other interesting agronomical characteristics. The material under selection is issued from three amphiploids (*Aegilops ventricosa* × Wheat 4 x) crossed twice with four wheats and after selfing with five semi-dwarf wheats (tables 1 and 2). The material was submitted to cytological controls and Eyespot tests and was selected by genealogical selection.

From the cytological point of view, the chromosome number is stabilized to 42 after five

generations (table 3). The aberrations in meiotic pairing are very numerous after crossing with different wheats but are disappearing with self pollination (tables 4 and 5). The presence of trivalents or quadrilents is probably due to interchanges which differenciate wheats used in the different crosses (tables 6, 7, and fig. 3).

The evolution of resistance to Eyespot is analysed at the seedling (or) and adult stage. The amphiploids are as resistant as *Aegilops ventricosa* (DOUSSINAULT and F. DOSBA, 1977). During the first generations the tests at the seedling stage permit to eliminate susceptible plants (table 8 and 9). A very strong pressure of selection for resistance to Eyespot was applied for each generation at the seedling and adult stages. Now, after eight generations, 4 families from 35 remain in selection and among them 8 families are more resistant than the most resistant genitor known: « V.P.M. 1-1-1-2 R4 » obtained from the crosses (*Ae. ventricosa* × *T. persicum*) × Marne[3] (tables 10 and 11). In this material, some lines are resistant to Powdery Mildew, Stripe Rust or Leaf Rust, or present a high percentage of proteins (table 12). The height of the lines varies from 70 to 122 centimeters. Introgression of resistance to Eyespot from *Ae. ventricosa* into Wheat was realized... Probably, transgressions were obtained in the progenies of crosses with the french variety « Cappelle » as it was proved in a diallel analysis (DOUSSINAULT and DOUAIRE, pers. com.); a great variability was obtained from this material under selection and some lines will be used in the future with appropriate methods of selection.

Références bibliographiques

BAIER A. C., *et al.*, 1974. Identification of three chromosomal interchanges in common wheat *T. aestivum* L. *Can. J. Genet. Cytol.*, **16**, 349-354.

DOSBA F. et DOUSSINAULT G., 1977. Introduction into wheat of the resistance to eyespot in *Aegilops ventricosa*. *Congrès Eucarpia*, Madrid, Mai 1977 (sous presse).

DOUSSINAULT G., 1973. Comportement de douze variétés de Blé tendre vis-à-vis du Piétin-verse (*Cercosporella herpotrichoides* Fron.). Conséquences pour la sélection. *Ann. Amélior. Plantes*, **23**, 4, 333-346.

DOUSSINAULT G. et DOSBA F., 1977. An investigation into increasing the variability for resistance to Eyespot in Wheat. *Z. Pflanzenzücht.* **79**, 122-133.

LARSEN J., 1973. The role of chromosomal interchanges in the evolution of hexaploid wheat, *Triticum aestivum*. *Proc. 4th Intern. Wheat Genet. Symp.*, Missouri agric. exp. Stat. Columbia, 87-93.

LAW C. N., 1971. Co-operative projects. *E.W.A.C. Newsletter*, **3**, 45-46.

MAIA N., 1967. Obtention de blés tendres résistants au Piétin-verse (*Cercosporella herpotrichoides*) par croisements interspécifiques. *C.R. Acad. Agric. Fr.*, **53**, (2), 149-154.

PONCHET J., 1959. La maladie du Piétin-verse des céréales (*Cercosporella herpotrichoides* FRON). Importance agronomique, biologique, épiphytologie. *Ann. Epiphyties*, **10**, 45-95.

RILEY R. *et al.*, 1967. Chromosomal interchanges and the phylogeny of Wheat. *Heredity*, **22**, 233-248.

Ann. Amélior. Plantes, 1978, **28** (1), 45-60.

Remarques sur la production des semences d'Artichaut (*Cynara scolymus* L.)

C. FOURY(*), F. MARTIN et M. IMPERIALI,

Station d'Amélioration des Plantes maraîchères,
Centre de Recherches d'Avignon, I.N.R.A.,
84140 Montfavet

Résumé

L'utilisation de lignées ou d'hybrides F_1 d'artichaut (*Cynara scolymus* L.) implique l'examen des possibilités et des modalités de production de semences.

L'étude présente est essentiellement basée sur des observations effectuées de 1965 à 1976 tout au long du déroulement du programme de sélection de la Station I.N.R.A. de Montfavet.

La protandrie, la structure de l'inflorescence et l'étalement de la floraison conditionnent les fréquences d'auto- et d'allogamie. Il est donc possible d'obtenir des semences issues d'autofécondation en pollinisation libre de plantations monoclonales convenablement isolées; par contre, la production de semences hybrides nécessite le brossage des stigmates puis l'apport manuel du pollen. Bien qu'assez médiocres, les rendements en « graines » ne devraient pas faire obstacle à l'utilisation des lignées en cours de création. Cependant, il est nécessaire de rechercher des zones de production à étés secs et chauds, de mettre au point la lutte contre au moins deux ravageurs : le charançon (*Larynus scolymi*) et la mouche du capitule (*Terellia fusicornis*), de trouver les causes de stérilité de certaines inflorescences et d'étudier les répercussions de la consanguinité sur la fertilité.

Introduction

La possibilité d'utiliser des lignées ou des hybrides F_1 est liée à la production de semences. Celle-ci, bien que sujette à amélioration, ne pose pas, en général de problèmes fondamentaux pour les espèces multipliées traditionnellement par voie sexuée. Il n'en est pas forcément de même pour celles à multiplication végétative dont l'appareil sexuel peut avoir perdu tout ou partie de son efficacité.

L'artichaut a été multiplié aussi bien par bouture que par « graines » jusqu'au XVIIe siècle; depuis, la voie végétative a été préférée.

Aussi, avant même d'avoir prouvé la possibilité de création et d'utilisation des lignées (FOURY et MARTIN, 1973), nous avons tenté de recueillir, tout au long

(*) Adresse actuelle : Chaire de Cultures légumière et grainière, E.N.S.H., 78000 Versailles.

des travaux de sélection, le maximum d'information sur la production de semences. Une certaine disparité de la qualité de cette information peut en résulter mais, par contre, certains recoupements sont apparus.

Matériel et Méthodes

1. — *Matériel végétal*

Les premières observations ont débuté en 1965 sur 16 cultivars dont la nomenclature a été donnée antérieurement (FOURY, 1969). Puis, elles ont été poursuivies année après année sur les lignées issues d'autofécondations successives. L'ensemble de ce matériel est sans doute assez représentatif de l'espèce.

2. — *Méthodes de production de semences*

Elles sont en grande partie conditionnées par la biologie florale.

Nous avons établi que seule la protandrie s'oppose à l'autogamie, par conséquent l'impossibilité s'établit au seul niveau de la fleur. Dans la nature, seuls les insectes assurent la pollinisation. Il est donc possible, moyennant certaines précautions, de réaliser à la main, soit des croisements, soit des autofécondations; les abeilles peuvent être utilisées, en enceinte ou au champ, mais seulement pour autopolliniser un clone (FOURY, 1967).

a) *Production manuelle*

La technique, mise au point entre 1964 et 1965, est déduite des observations ci-dessus. Ses modalités pratiques ont été décrites en détail et à plusieurs reprises (FOURY, 1967; PERRINO et PACUCCI, 1974).

Les opérations de routine effectuées à Montfavet peuvent être résumées comme suit. Un peu après le stade normal de récolte commerciale, les bractées extérieures sont coupées aux ciseaux afin de faciliter les manipulations ultérieures : ramassage du pollen, observation des stigmates, pollinisations. Les capitules préparés sont ensachés pour éviter les attaques d'insectes, puis le contact de pollen indésirable. Nous utilisons des sacs de 40 × 24 cm en crin de nylon à mailles de 0,5 mm. Le pollen est récolté dès son apparition sur les stigmates à l'aide d'une brosse à gouache n° 16 (fig. 1), accumulé dans des boîtes de plastique de 50 mm de diamètre et munies d'un couvercle dûment étiqueté, puis stocké dans une armoire frigorifique jusqu'à ce que les organes femelles soient réceptifs, c'est-à-dire généralement 3 à 4 jours. Deux à trois pollinisations sont le plus souvent effectuées (fig. 2). Il est évidemment possible d'utiliser, soit de l'autopollen, soit de l'allopollen. Dans ce dernier cas, nous ne castrons pas les fleurs en raison de la difficulté et, contrairement à PERRINO et PACUCCI (1974), nous ne lavons pas les stigmates.

Les akènes mûrissent en 45 jours environ; les capitules sont récoltés très secs et stockés dans leur sac d'isolement en un lieu ventilé. Ils sont, jusqu'à présent, battus à la main.

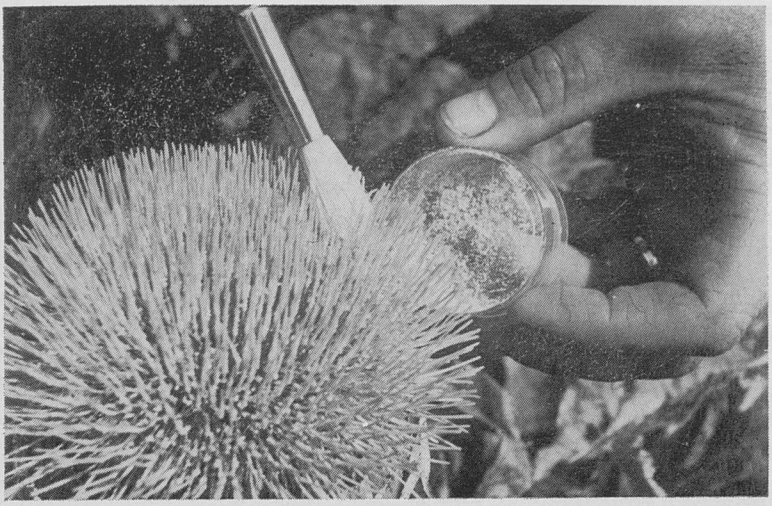


FIG. 1. — *Ramassage du pollen.*

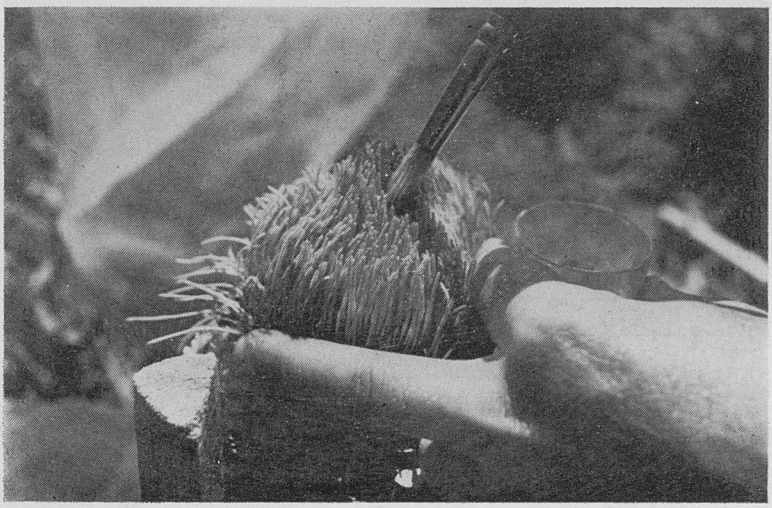


FIG. 2. — *Pollinisation.*

b) *Production en pollinisation libre et en plein champ*

Dès que nous avons entrevu la possibilité de créer des lignées cultivables, nous avons essayé de produire des semences le plus simplement possible, c'est-à-dire en pollinisation libre et en plein champ. Le regroupement et l'isolement de quelques dizaines d'individus appartenant à un seul clone permettent d'obtenir des autofécondations. Pour évaluer l'intérêt des abeilles, des ruches ont été ou non apportées dans les parcelles au moment de la floraison.

c) *Production en abris grillagés*

Faute d'une protection efficace contre les ravageurs, la précédente méthode se révèle peu efficace (voir chap. Résultats). De plus, nous avions besoin de produire des lots expérimentaux assez volumineux et assez nombreux. Pour surmonter les difficultés de main-d'œuvre et d'isolement, nous avons tenté la culture sous abris et la pollinisation par des abeilles. Les petites enceintes ne donnant pas satisfaction (voir chap. Résultats), nous avons adopté, depuis 1973, des abris « tunnel » mis au point à la Station de Montfavet et déjà utilisés pour d'autres espèces. Ils mesurent 2,50 m de haut sur 6 m de large et 10 m de long. Leur fabrication demande essentiellement 155 m de tube 20/27 galvanisé, 27 bagues de liaison munies de clavettes et 114 m² de « grillage » de fibres de polyéthylène à maille d'1 mm. Celui-ci doit être renouvelé tous les 3 ou 4 ans, les tubes étant utilisables pendant plus de 10 ans. Ces tunnels contiennent 48 plantes d'un seul clone,

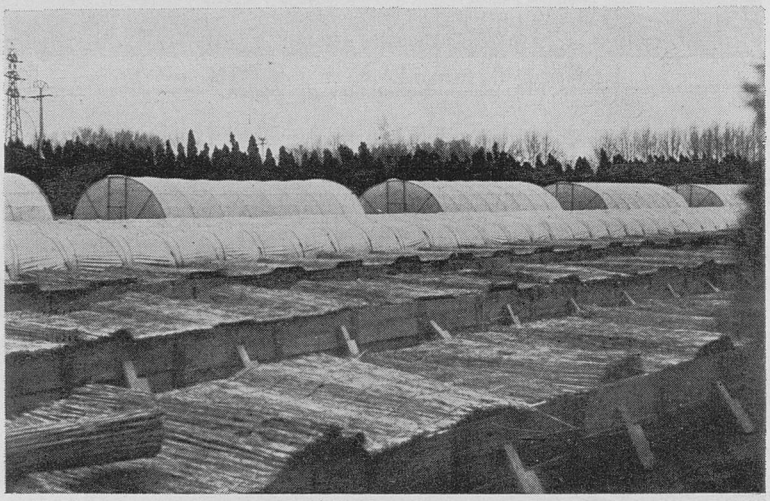


FIG. 3. — *Installation de production de graines.*

espacées de 1,20 × 0,60 m. Le grillage est posé courant mars. Dès l'éclosion des premières fleurs, généralement début juin, une colonie de 7 000 à 8 000 abeilles avec leur reine est introduite dans le tunnel (fig. 3).

La lutte contre les ravageurs peut être poursuivie en utilisant des produits peu toxiques et en fermant la ruchette pendant 24 heures.

3. — *Appréciation de la fertilité; échantillonnage*

Le capitule de nos cultivars groupant souvent plus de mille fleurs, nous procédons, pour comparer la fertilité de lots importants ou de traitements nombreux, à un sondage sur échantillon. L'inflorescence étant débarrassée de ses bractées et de ses corolles sèches, on peut prélever des portions de réceptacle à l'aide d'un emporte-pièce de calibre déterminé (par exemple 2 cm²). Ces prélèvements doivent, comme nous le verrons au chapitre Résultats, être bien répartis; ils sont en outre

difficiles à réaliser sur des capitules très secs. Le partage du réceptacle en secteurs circulaires paraît préférable.

Les bractées fertiles, soyeuses et blanches, sont implantées directement et solidement sur le réceptacle tandis que le pappus (calice) formé de poils jaunâtres est attaché au sommet des carpelles; chez l'artichaut, il est caduc et par conséquent, s'isole facilement, permettant un comptage rapide et aisé des fleurs. Les akènes ensuite sont détachés puis comptés ou pesés lorsque les lots sont volumineux.

Très vite, nous avons constaté l'extrême variation des mesures selon les différents secteurs d'un même capitule, et selon les capitules d'un même traitement. En 1970, nous avons dépouillé 42 capitules d'un clone « Violet de Provence » laissés en pollinisation libre. Le nombre d'akènes normaux pour cent fleurs, varie de 0,4 à 59,8. La distribution des fréquences n'est pas normale mais à supposer qu'elle puisse l'être, par exemple avec un effectif plus grand, son écart-type serait de 14,8. Par ailleurs, 9 capitules extraits de la population précédente ont été divisés, chacun en 16 secteurs. Pour chaque capitule, et en l'absence de parasitisme, la nouaison des 16 échantillons se répartit à peu près normalement semble-t-il; l'écart-type varie de 1,07 à 6,86, il est d'autant plus élevé que la fertilité est faible.

En attendant des études plus fines, la méthode suivante d'échantillonnage paraît un compromis acceptable entre la valeur de la variance qui reste élevée et les possibilités pratiques :

— Prélèvement au hasard de 35 capitules;

— Vérification de leur état sanitaire et prise d'échantillons jusqu'à ce que 35 capitules sains soient réunis;

— Division de chaque réceptacle en 4; isolement de 4 demi-quarts;

— Comptage des fleurs et des akènes normaux.

Il existe une liaison, assez lâche au demeurant, entre la surface du réceptacle et le nombre de fleurs. Aussi peut-on, lorsque les lots à apprécier sont volumineux, prélever des échantillons de capitules de diamètres semblables ou à défaut rapporter le nombre d'akènes au diamètre du réceptacle, pour obtenir un indice de fertilité $\left(\frac{\text{nombre d'akènes}}{\text{diamètre en mm du capitule}} \times 100\right)$.

Résultats et discussion

1. — *Influence de l'année sur la fertilité*

Le tableau 1 résume l'ensemble des résultats obtenus en pollinisation manuelle durant 8 ans à Montfavet. On constate tout d'abord la faible fertilité des cultivars observés, et sans doute de l'espèce cultivée tout entière (Perrino et Pacucci, 1974), car bon an mal an, 55 à 85 p. cent seulement des capitules produisent des akènes et ce en nombre réduit. On perçoit assez clairement une influence de l'année. La récolte de semences de 1975 est significativement inférieure à celle de 1974 pour chacune des origines testées. Durant l'été 1975, d'assez nombreuses pluies d'orage ont lavé les stigmates ou même favorisé la pourriture des capitules. Des résultats comparables ont été obtenus en abris grillagés (voir tabl. 6); la production de JAJA 1 y est plutôt moins affectée par les intempéries de 1975 parce que sa floraison est plus tardive. Par contre, les années 1970 à 1974 ne diffèrent pas entre elles, les mauvais résultats de 1965 doivent être attribués aux manipulations encore maladroites.

TABLEAU 1

Production de semences en autopollinisation manuelle

Années	Nombre de capitules		Taux de capitules fertiles (%)	Nombre d'akènes		
	Pollinisés	Fertiles		Total	Par capitule	
					Pollinisé	Fertile
1965	130	71	55,0	6 964	54	98
1970	328	206	62,8	28 387	86	138
1971	533	286	53,6	50 958	96	178
1972	675	399	59,1	51 652	76	129
1973	663	412	62,2	50 887	77	123
1974	704	601	85,4	90 086	128	150
1975	632	365	57,7	23 375	37	64
1976	499	324	64,9	28 140	56	87

TABLEAU 2

Aptitudes variétales à la fertilité

a) Estimation de la fertilité des principaux cultivars (1966) (croisements manuels).

Cultivars \ Indices de fertilité (*)	Cultivar utilisé comme ♂	Cultivar utilisé comme ♀
« Violetto di Toscana »	27	37
« Romanesco »	20	24
« Camus »	21	21
« Precoce di Jesi »	15	26
« Violet de Provence »	18	9
« Liscio Sardo »	14	8
« Violet du Gapeau »	9	2
« Blanc Hyérois »	5	6
« Tudela »	7	3

b) Comparaison de la fertilité de différentes lignées (1971) (autopollinisation manuelle).

Lignées	Niveaux de consanguinité	Indice de fertilité (*)		
		Moyenne : $\overline{m}$	$\sigma\overline{m}$	C.V.
CAVO 1-2	$I_2 \rightarrow I_3$	391,8	74,1	18,9
JAJA 1	$I_1 \rightarrow I_2$	347,1	35,7	10,3
RERI 1-1	$I_2 \rightarrow I_3$	258,9	41,3	16,0
CECU 10	$I_4 \rightarrow I_5$	187,6	49,3	26,3
VA 2-4	$I_2 \rightarrow I_3$	61,0	25,4	41,6

(*) Indice de fertilité $= \dfrac{\text{nombre d'akènes}}{\text{diamètre en mm du capitule}} \times 100.$

2. — *Aptitudes variétales*

Les premiers croisements entre cultivars révèlent d'assez nettes différences de fertilité (voir tabl. 2*a*). « Violetto di Toscana », « Romanesco » et « Camus » sont très pollinifères, le stade de réceptivité de leur stigmate est aisément repérable. « Precoce di Jesi » manque parfois un peu de pollen mais ses stigmates très épais se décollent partiellement de façon bien visible; ces caractéristiques sont assez exactement inversées chez « Violet de Provence » et « Liscio Sardo ». Les croisements avec « Violet du Gapeau », « Blanc Hyérois » et Tudela » sont généralement mauvais dans les deux sens.

Ces aptitudes peuvent se retrouver dans les descendances (voir tabl. 2*b*). Ainsi les lignées CAVO 1-2 (« Camus » × « Violet de Provence ») et JAJA 1 issue de « Precoce di Jesi » sont fertiles, alors que VA 2-4 ne l'est guère. La médiocre fertilité de CECU 10 provient sans doute de son niveau de consanguinité ($I_4 \rightarrow I_5$). Ces caractéristiques des lignées ont été confirmées de 1974 à 1976. Par ailleurs, une liaison significative ($r = 0{,}395$; ddl 46; $\alpha < 0{,}01$) existe entre les fertilités de deux années consécutives pour 48 lignées appartenant à 4 origines (fig. 4). La nature génétique du caractère s'en trouve confirmée, cependant la dispersion des

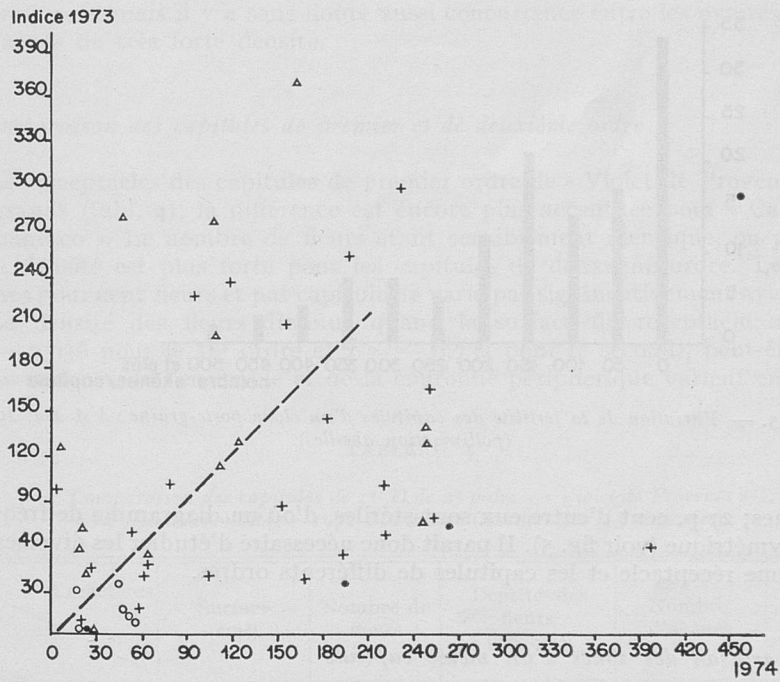


FIG. 4. — *Variation de l'indice de fertilité de 48 lignées au cours de deux années consécutives (pollinisation manuelle).*

● CAVO
○ CECU
+ RERI et RI
△ VA

points (fig. 4) et les valeurs élevées des coefficients de variation (tabl. 2*b*) montrent l'importance des facteurs non contrôlés dont l'origine nous échappe encore.

L'abondance du pollen présenté dépend du contenu des anthères mais aussi de leur déhiscence et des possibilités de « ramonage » du stigmate, essentiellement liées à sa grosseur. Des cultivars tels que « Violet de Provence », « Violet du Gapeau » et la plupart de leurs descendances ont des stigmates très fins, la présentation du pollen est le plus souvent médiocre. Par ailleurs, sur nombre de variétés, on peut observer des anthères restant plus ou moins encloses dans l'ampoule corolline où l'humidité est forte; leur déhiscence est toujours mauvaise et le capitule apparaît dépourvu de pollen. L'intensité de ces phénomènes paraît varier avec l'année mais nous n'avons pu encore repérer de stérilité mâle à proprement parler.

3. — *Variation de la fertilité individuelle*

L'observation, une certaine année, des capitules parfaitement sains d'un seul clone montre la grande variation de fertilité au niveau de l'individu. Ainsi, en 1974, 127 capitules du clone VA 2-4 (I_2 de « Violet de Provence ») portent de 0 à

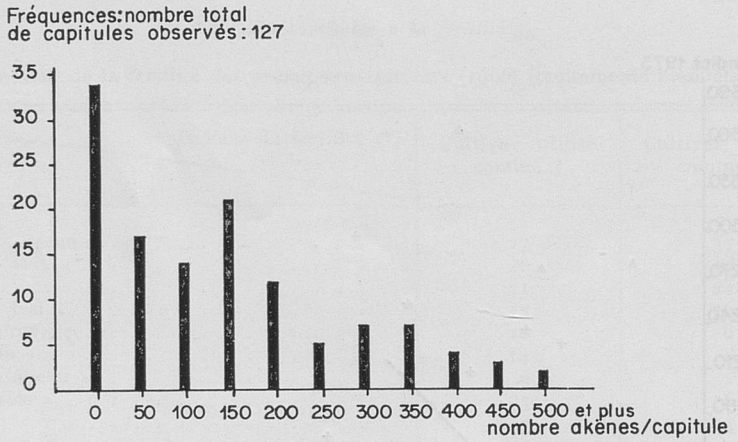


FIG. 5. — *Variation de la fertilité des capitules d'un clone porte-graine : VA 2-4; 1974 (pollinisation abeilles).*

909 akènes; 27 p. cent d'entre eux sont stériles, d'où un diagramme de fréquences très dissymétrique (voir fig. 5). Il paraît donc nécessaire d'étudier les diverses zones d'un même réceptacle et les capitules de différents ordres.

a) *Comparaison des zones d'un même capitule*

Le dépouillement des réceptacles de leurs bractées fertiles laisse apparaître des zones de fleurs de densités différentes. En particulier il est banal d'observer, à proximité des bractées d'involucre, de nombreuses traces de petits ovaires avortés très tôt. Par contre, les prélèvements à l'aide d'un emporte-pièce montrent que les fleurs sont plus serrées dans la zone centrale (tabl. 3). Cette contradiction appa-

TABLEAU 3

Comparaison des différentes zones d'un même capitule : « Violet de Provence » en fécondation libre - 1972 Montfavet (mesures sur 10 capitules)

Zones \ Caractères	Nombre de fleurs au cm²	Nombre d'akènes au cm²	Taux de nouaison
Périphérique	18,95	2,80	14,23
Moyenne	16,35	3,73	22,00
Centrale	30,45	1,53	5,02

rente peut être expliquée par la prise d'échantillons, d'une part, assez largement en retrait de la périphérie et, d'autre part, limitée aux 2 cm² centraux du réceptacle. Il y aurait donc deux zones extrêmes et très limitées de plus grande densité de fleurs.

Le nombre d'akènes ne varie pas sensiblement, la fertilité est donc plus faible au centre. L'attractivité pour les insectes est probablement moindre lorsque les stigmates de ces fleurs deviennent réceptifs à cause de l'évolution centripète de l'inflorescence; mais il y a sans doute aussi concurrence entre les ovaires dans les deux zones de très forte densité.

b) *Comparaison des capitules de premier et de deuxième ordre*

Les réceptacles des capitules de premier ordre de « Violet de Provence » sont plus grands (tabl. 4); la différence est encore plus accentuée pour « Camus » et « Romanesco ». Le nombre de fleurs étant sensiblement identique, on peut dire que la densité est plus forte pour les capitules de deuxième ordre. Le nombre d'akènes pour cent fleurs et par capitule ne varie pas significativement avec l'ordre.

La densité des fleurs diminue quand la surface du réceptacle augmente ($r = -0{,}636$ pour le 1er ordre et $r = -0{,}734$ pour le second), peut-être parce que les surfaces de l'ensemble et de la couronne périphérique varient en sens in-

TABLEAU 4

Comparaison des capitules de 1er et de 2e ordre : « Violet de Provence » en fécondation libre - 1972 Montfavet (mesures sur 15 capitules)

Ordre \ Caractères	Surface (cm²)	Nombre de fleurs	Densité des fleurs (nb /cm²)	Nombre d'akènes	Taux de nouaison
1er	66,8 ± 3,60	1 324	19,82 ± 2,72	236,07	17,8
2e	48,4 ± 3,32	1 310	27,07 ± 2,19	183,75	14,6

verse. Dans cette hypothèse, la liaison densité /surface ne serait pas rectiligne.

L'indépendance fertilité /ordre a été confirmée par de nombreuses observations sur l'Artichaut et le Cardon.

4. — *Remarques sur l'efficacité des insectes pollinisateurs*

a) *Pollinisation libre et en plein champ*

La structure en « brosse » de l'inflorescence ne prédispose à aucune adaptation avec un groupe particulier d'insectes pollinisateurs (Faegri et Van der Pyl, 1966); ceux-ci « fourragent » parmi les stigmates non encore réceptifs mais couverts de pollen, tout leur corps peut donc s'en charger. Attirés sans doute par la taille et la couleur de l'inflorescence ainsi que par le nectar, ils abandonnent une partie de leur pollen sur les stigmates, réceptifs ou non, d'un autre capitule. Cependant, au moins dans le midi de la France, les hyménoptères paraissent les plus actifs : selon l'époque et la situation, dominent abeilles domestiques, halictes ou bourdons; les xylocopes, osmies et megachiles sont plus rares. En dépit de cette activité, la récolte de semences après pollinisation libre est, effet du parasitisme exclu, assez faible en général. Aussi est-il intéressant d'observer le comportement des abeilles et l'efficacité d'un apport de ruches pour renforcer l'action des pollinisateurs « sauvages ». Les abeilles peuvent commencer leur travail très tôt dès que la température excède 12-15 °C mais elles sont beaucoup plus actives l'après-midi autour de 25 °C surtout par temps calme et ensoleillé; ainsi dans un champ situé à quelques centaines de mètres d'un rucher, on a repéré jusqu'à 120 abeilles visitant deux plantes en une heure contre 25 seulement vers 9 h du matin. Certains cultivars ou lignées paraissent plus attractifs, nous en ignorons souvent la cause, mais dans le cas du mutant à fleur blanche de « Camard », l'abondance du nectar et d'un pollen très glutineux pourrait suppléer le manque d'attirance de la couleur. En 1972, nous avons disposé deux ruches à 30 mètres l'une de l'autre dans un champ d'environ dix ares et contenant 1 500 plantes d'artichaut. Nous avons contrôlé la fertilité de 75 couples de capitules, l'un fleuri avant l'apport d'abeilles, l'autre après; le parasitisme a réduit à 42 couples l'échantillon exploitable. Le tableau 5*a* montre que la fertilité est très faible : 8,5 akènes pour cent fleurs et environ le quart des capitules improductifs, que les distributions des fréquences ne diffèrent pas significativement (analyse $2I = 0{,}726$; $\alpha > 0{,}90$). Dans ce cas, du moins, les abeilles n'ont pas renforcé l'action des pollinisateurs naturels.

b) *Efficacité des abeilles sous abris*

Des petites enceintes d'environ 6 m³ ont d'abord été expérimentées avec des colonies de 1 500 abeilles privées de leur reine. Bien conduite, l'opération devait fournir des lots de quelques milliers de semences, c'est-à-dire suffisamment pour des essais variétaux de grande envergure. Malheureusement, l'état sanitaire est généralement médiocre; les abeilles travaillent peu en l'absence de reine et dans un confinement excessif.

Nous avons alors utilisé les abris décrits au chapitre matériel et méthode. Les abeilles sont généralement actives. La production de semences est dans l'ensemble satisfaisante. Elle paraît meilleure qu'après pollinisation manuelle, surtout dans le cas d'une lignée peu fertile (voir tabl. 5*b*); toutefois, en 1974, nous n'avons pu détecter d'amélioration pour une autre lignée peu fertile.

TABLEAU 5

Efficacité des abeilles

a) En plein champ : mesurée sur 42 capitules appartenant à diverses lignées. Montfavet 1972.

Traitements \ Akènes (%) fleurs	0	1-10	11-20	21-56
Avec abeilles	12	17	6	7
Sans abeilles	10	19	9	4

b) En abri grillagé : comparaison avec la pollinisation manuelle :
— cas de lignées (CAVO 1-2; JAJA 1), dont la fertilité est satisfaisante, exprimée en akènes p. cent fleurs;
— cas d'une lignée (CECU 13), dont la fertilité est naturellement faible, exprimée en akènes par capitule.

Traitements \ Lignées	CAVO 1-2	JAJA 1
Abeilles	54,7	45,8
Manuelle	49,8	28,0

LIGNÉE	CECU 13		
Traitements \ Années	1974	1975	1976
Abeilles	86,4 ± 0,9	2,0 ± 0,4	18,2 ± 0,8
Manuelle	17,1 ± 0,5	3,2 ± 0,8	11,1 ± 1,2

5. — *Intérêt et inconvénients des méthodes étudiées*

a) *Problèmes communs aux trois méthodes en Provence*

— Élevage, protection des porte-graine contre le froid et époque de floraison.

Très rapidement, nous nous sommes aperçus que fécondation et nouaison sont les meilleures entre le 15 juin et le 15 août, car les températures sont élevées et les pluies plus rares. La multiplication doit donc être effectuée l'année précédente, soit par bouturage au cours de la seconde quinzaine d'août, soit par semis en pleine terre entre le 15 juillet et le 15 août. Il est alors nécessaire de protéger ces plantes contre le froid (fig. 3). Il est toutefois possible de semer début février en pots de 10 ou 12 cm et en abri froid; la plantation est effectuée après les gelées intenses, c'est-à-dire vers le 15 mars.

Les porte-graine doivent pouvoir rester en place au moins trois ans (voir paragraphe b).

— *Protection contre les ravageurs et parasites.*

Deux ravageurs, la mouche du capitule : *Terellia fusicornis* (Loew) et le charançon, *Larinus scolymi* (L.) sont particulièrement redoutables.

En Provence, les mouches adultes apparaissent entre le 15-4 et le 1-5. Les mâles atteignent leur maturité sexuelle en quelques jours, les accouplements puis les pontes débutent alors mais s'échelonnent vraisemblablement sur plusieurs semaines. Les femelles recherchent, semble-t-il, des capitules dont les bractées d'involucre divergent pour pondre à leur base. Les larves se développent dans la partie supérieure du réceptacle et deviennent adultes vers le 15 juillet. Cette deuxième et dernière génération pond immédiatement et hiverne à l'état de pupe. *Terellia* n'est pas inféodée uniquement à l'artichaut, nous avons observé des larves sur Onopordon et Centaurée. En 1972, nous avons examiné 3 lots de 100 capitules prélevés dans des cultures de plein champ en pollinisation libre : tous ceux du premier, provenant cependant d'un lieu éloigné de toute culture d'artichaut, sont parasités; 80 et 90 p. cent des deux lots récoltés sur la Station sont atteints; chaque réceptacle contenant de 2 à 64 pupes, et le plus fréquemment 12. NUCIFORA (1967) a étudié très attentivement *Terellia* en Sicile : curieusement l'époque des premiers vols paraît contemporaine (deuxième quinzaine d'avril); les Cynarées spontanées dont *Silybum marianum* Gaertn. et *Carthamus lanatus* L. sont des hôtes importants; les dégâts sont encore plus considérables que chez nous : l'auteur a compté jusqu'à 256 larves dans un capitule.

Le Charançon pond au printemps, sa larve se développe durant tout l'été dans le réceptacle et devient adulte en août pour hiverner sous les feuilles. Il n'y a donc, dans notre région, qu'une génération : la pullulation est moindre et les dégâts quoique importants n'atteignent jamais le niveau de ceux de la Mouche. *Larinus* est également hébergé par plusieurs cynarées.

La lutte contre ces deux redoutables ravageurs n'a pas encore été mise au point. Bien entendu, ils sont surtout dangereux pour les porte-graine laissés en fécondation libre. Si on ensache les capitules destinés à la pollinisation manuelle un peu avant le stade de récolte commerciale, il est rare que les dégats soient importants.

Par contre, le Tetranyque tisserand, polyphage et très commun en zone méditerranéenne est souvent redoutable en abris grillagés, de même que l'Oïdium de l'artichaut (*Leveillula taurica*).

— *Protection contre la pluie.* — Les capitules doivent être totalement protégés de la pluie du début de leur floraison à la récolte. En effet, les pappus et bractées fertiles imprégnés d'eau sèchent très lentement et le capitule pourrit très souvent. Cette précaution était, d'ailleurs, déjà connue des agronomes latins du premier siècle.

Par suite des pertes importantes enregistrées une année ou l'autre, en 1975 par exemple, il conviendra de construire des abris provisoires sur les porte-graine pollinisés manuellement, et de couvrir partiellement les tunnels grillagés d'un film de polyéthylène, les faces verticales restant revêtues de grillage de fibres de polyéthylène pour assurer une bonne aération.

— *Alimentation du porte-graine.* — Les feuilles de l'artichaut, plus encore semble-t-il que celles du cardon, vieillissent vite. Cette sénescence est particulièrement marquée pour les cultures à forte densité des porte-graine réservés à la pollinisation manuelle, ainsi que pour les plantes en abris grillagés, l'oïdium et le Tetranyque jouant, dans ce dernier cas, un rôle important. La présence d'un grand nom-

bre de capitules stériles en dépit de leur état sanitaire et des conditions de pollinisation fait penser à une mauvaise alimentation. La fumure, de l'ordre de 150 N, 100 P_2O_5 et 250 K_2O, normale pour la culture ordinaire est peut-être trop faible ici car nous avons observé des signes d'insuffisance en azote sur engrais vert succédant à un porte-graine d'artichaut. De plus, les besoins en eau sont assimilés à l'ETP de Brochet-Gerbier, ce qui peut être insuffisant à partir de la montaison.

b) *Problèmes particuliers, intérêt et inconvénients de chacune des trois méthodes*

— *La pollinisation manuelle.* — Elle est simple et ne demande aucune installation mais elle est très laborieuse. En 1970, nous avons contrôlé le temps de travail pour 444 capitules soit 588 heures réparties en :

— 72 heures pour la préparation : coupe des bractées, attachage, ensachage;
— 328 heures pour la pollinisation;
— 20 heures pour la récolte;
— 168 heures pour le battage;

c'est-à-dire environ 1 h 20 par capitule. Vu le niveau de fertilité, on imagine le coût des semences.

Par ailleurs, le stade de réceptivité du stigmate doit être parfaitement détecté et les pollinisations effectuées en conséquence. Leur nombre conditionne en partie le résultat : on peut obtenir 9 fois plus d'akènes après 6 pollinisations qu'après une seule (Perrino et Pacucci, 1974).

Aussi, en dépit de résultats assez satisfaisants, on ne peut guère utiliser cette méthode que pour réaliser les nombreux petits lots exigés par la sélection. De plus, en l'absence de stérilité mâle reconnue, elle est la plus sûre pour réaliser des hybrides; les manipulations sont identiques mais l'autopollen est brossé et l'allopollen est apporté le moment venu. A plusieurs reprises (Foury, 1967; I.N.R.A., 1975-76), nous avons vérifié l'absence quasi totale d'autofécondation. Après lavage préalable des stigmates, la production de semences serait plus élevée à cause du meilleur décollement partiel des stigmates sous l'action de l'eau (Perrino et Pacucci, 1974).

— *La pollinisation libre.* — Elle est d'une grande simplicité et ses résultats peuvent être peu différents de ceux de la pollinisation manuelle. Les deux distributions de la figure 6 sont à peu près identiques ($2\,\widehat{I} = 26{,}99$, soit pour ddl 17 α compris entre 0,10 et 0,05). Toutefois, la moyenne est plus faible en pollinisation libre (74 akènes/capitule contre 105) et les capitules portant moins de 25 akènes sont plus nombreux. La parasitisme est sans doute en cause; nous avons vu qu'il pouvait anéantir complètement la production de semences dans certains cas.

— *La pollinisation en abris grillagés.* — L'ensemble des résultats obtenus à Montfavet entre 1974 et 1976 paraît assez satisfaisant (tabl. 6).

Le nombre de capitules par plante varie avec le clone : CECU 13 est supérieur. alors que JAJA 1 et RI 5-1 sont inférieurs aux autres, mais aussi avec l'année. Il est toujours plus élevé en deuxième année de culture (1976) qu'en première année (moyennes 74-75). La mortalité au cours des années étant faible et la culture pérenne moins coûteuse, il paraît souhaitable de conserver les clones porte-graine pendant au moins trois ans, surtout dans le cas des variétés aptes à monter en

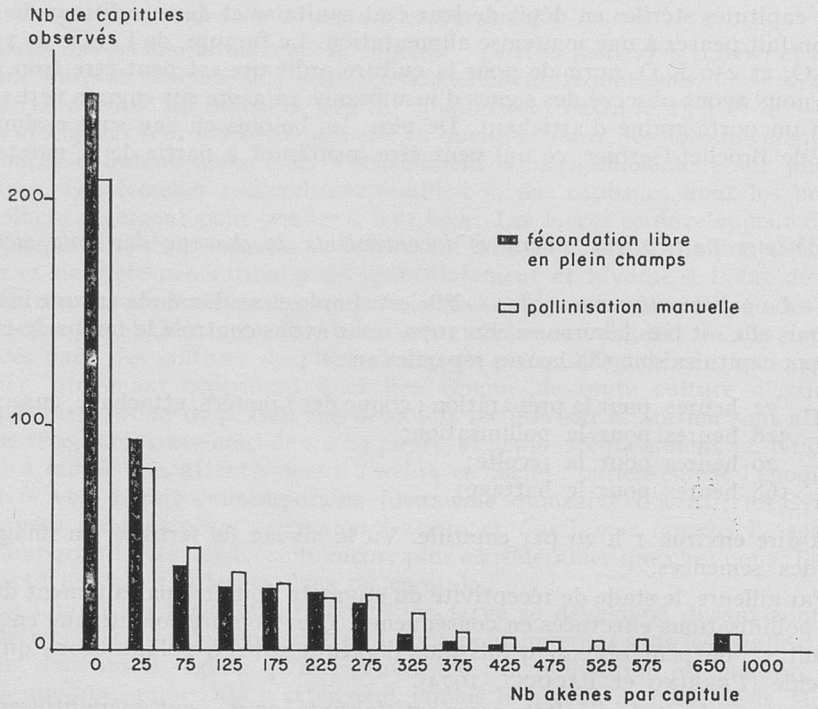


FIG. 6. — *Comparaison de la fertilité en pollinisation libre et en pollinisation manuelle, 1972.*

TABLEAU 6

Résultats de production de semences en abris grillagés (pollinisation abeilles). Montfavet 1974-76

Caractéristiques	Années	Lignées					
		RERI 1-1 ⊕	RI 5-10 ⊕	JAJA 1 ⊕	CECU 13 ⊕	VA 2-4 ⊕	CAVO 1-2 ⊕
Nombre de capitules par plante	1974	2,33	1,27	2,29	3,60	2,82	2,29
	1975	1,91	2,67	1,78	1,30	1,66	2,49
	1976	5,40	3,11	4,00	5,33	4,16	4,67
Nombre de semences par plante (*)	1974	45,67	56 42	646 18	311,48	75,78	815,35
	1975	6,25	3,96	48,00	2,61	1,11	10,00
	1976	138,00	102,28	153,29	97,00	586,57	516,69
Nombre de semences par capitule (*)	1974	19,57	44,39	282,31	86,42	26,85 (**)	355,79
	1975	3,26	1,48	37,89	2,00	0,69	4,38
	1976	25,53	32,92	38,32	18,18	141,03	110,53
Taux de semences viables	1974	56,60	72,50	63,30	64,60	15,20 (**)	80,20
	1976	61,60	79,90	81,43	57,87	68,53	73,26
% germination 10 jours — 20 °C	1974	94	91	65	79	59 (**)	80
	1976	93	95	85	91	98	92

(*) Semences dont le pouvoir germinatif est sus-indiqué.

(**) On a noté de nombreux capitules malades, d'où une faible fertilité, un taux assez bas de semences viables et un pourcentage de germination médiocre.

l'absence de l'éclaircissage des pousses axillaires. La fertilité, caractère variétal, est cependant très influencée par l'année du fait des conditions climatiques et sanitaires.

La protection contre les ravageurs et contre la pluie étant assurée, la méthode est certainement intéressante et d'un coût abordable : autour de 33,5 francs le m^2 en 1976, dont 26 francs de matériau (voir Matériel et méthode).

— *La qualité des semences.* — Après un tri sérieux, par exemple par flottage dans l'eau, on peut obtenir des semences d'excellente qualité : 76 à 98 p. cent de germination, mais au prix d'une perte sérieuse : 25 à 40 p. cent (tabl. 6).

Conclusion

Dans nos conditions expérimentales, nous avons obtenu environ 700 kg /ha de semence; cette valeur est admise par certains praticiens pour le Cardon, cependant des chiffres inférieurs ont été récemment avancés (Basnizki, communication verbale). Dans ces conditions, le taux de multiplication est de l'ordre de 1 200, ce qui est une performance moyenne parmi les espèces potagères. Mais ce taux est de 120 à 200 fois plus élevé que celui de la voie végétative. De plus, l'unité de reproduction est ou devrait être rapidement moins coûteuse par la voie sexuée.

La fertilité de l'Artichaut est certainement bien inférieure à celle du Cardon. En particulier parce que les capitules stériles sont très fréquents. Les causes de cette anomalie sont à rechercher impérativement car elle peut entraîner une chute de rendement de 35 à 40 p. cent.

L'expérimentation poursuivie durant 10 ans à Montfavet révèle l'intérêt et les limites des trois méthodes possibles. La pollinisation manuelle ne peut être réalisée que pour les besoins de la sélection. Par contre, la production de semences en abris grillagés paraît envisageable, non seulement pour une expérimentation de grande envergure, mais aussi pour les besoins de la pratique agricole jusqu'à quelques dizaines d'hectares. Pour ces deux techniques, l'amélioration de la protection contre les pluies et contre les ravageurs est à rechercher mais facile à obtenir. La production en plein air est évidemment de beaucoup préférable à l'échelle commerciale, mais elle ne peut être sûre que dans des conditions climatiques favorables. L'hiver doit être suffisamment doux pour assurer une végétation normale et sans aléas, l'été suffisamment sec pour faciliter la pollinisation et défavoriser la pourriture du capitule. Le climat de la Vallée du Rhône est trop rude pour permettre la culture en toute sécurité, les orages d'été diminuent considérablement la production de semences. La Corse, le littoral provençal et le Roussillon seraient acceptables, mais le sud de l'Espagne, l'Italie méridionale et le Maghreb paraissent plus favorables. Toutefois, dans ces dernières zones, la mouche et le charançon sont encore plus redoutables que chez nous; la lutte contre ces deux ravageurs doit être étudiée dans les plus brefs délais.

Enfin, l'égrenage mécanique des capitules reste à mettre au point, ceci devrait être assez aisé puisque le Cardon est déjà « battu » de différentes façons. L'amélioration de la qualité des semences est nécessaire; le taux de 65 p. cent de germination actuellement admis pour l'espèce est trop bas pour le semis direct. Là encore, les progrès semblent faciles à réaliser.

Reçu pour publication en septembre 1977.

Remerciements

Nous remercions toute l'équipe de la Station d'Apiculture de Montfavet et plus particulièrement M. LAVIE pour ses conseils et son aide constante et efficace. Nous sommes très reconnaissants à MM. BEZOT et PECAUT de leurs critiques constructives qui ont permis d'améliorer le texte primitif.

Summary

Some observations on the seed production of globe artichoke (Cynara scolymus *L.*)

The probably near possibility of growing Globe artichoke (*C. scolymus* L.) not as presently by suckers, but from « seed », involves some studies on seed production. Very few data are available because the species is being grown from cutting for about two centuries.

We relate here some observations collected for ten years, during the whole first breeding cycle. Protandry is the main characteristic of flower but the pattern of pollination is also conditioned by a very slow and progressive blooming on a plant. Therefore the relative frequencies of allo- and autogamy are, very inconstant in the fields. It is possible to obtain autogamous seeds either by human pollination or by bees working on a well-isolated clone. But presently, to produce F_1 seed it is inevitable to brush the autopollen lying on stigma before putting on the allopollen. These manipulations are too expensive. In open pollination the main difficulties of seed production are :rain roting heads and two pests: *Terellia fusicornis* and *Larinus scolymi*, eating receptacles and achenes. On the other hand, we frequently observed about 35 heads per cent without any seed. However, according to our data, it seems possible to obtain about 700 kg of seeds per hectare. These results are very satisfatory because the rate of vegetative propagation is very low: ten or less, and also because this last way is very expensive too. But it is necessary, for security, to implant seed production in relatively arid and warm areas; to find some adequate proceedings for plant protection, harvesting and thrashing.

Références bibliographiques

FAEGRI K., VAN DER PIJL L., 1966. *The principles of pollination ecology*. Pergamon press.

FOURY C., 1967. *Étude de la biologie florale de l'artichaut* (*Cynara scolymus* L.) *Application à la sélection*. 1re partie : Données sur la biologie florale, *Ann. Amelior. Plantes*, **17**, pp. 357-373.

FOURY C., 1969. *Étude de la biologie florale de l'artichaut* (*Cynara scolymus* L.) *Application à la sélection*. 2e partie : Étude des descendances obtenues en fécondation contrôlée. *Ann. Amelior. Plantes*, **19**, pp. 23-52.

FOURY C., MARTIN F., 1973. *Étude des possibilités de création et d'utilisation des variétés d'artichaut* (*Cynara scolymus* L.) *issues de semis* « Nuovi studi sul carciofo » Atti del 2e Congresso Internazionale sul Carciofo.

I.N.R.A., 1975-1976. *Rapport d'activité de la Station d'Amélioration des Plantes Maraîchères d'Avignon-Montfavet.*

NUCIFORA A., 1967. Su alcuni aspetti dell'étologia di Terrellia fusicornis (Loew) (diptera, tripetidae) in Sicilia. *Atti del 1er Congresso Internazionale di studi sul carciofo.*

PERRINO P., PACUCCI G., 1974. Indagine su alcune techniche di autofecondazione e di incrocio nel carciofo (*C. scolymus* L.). Sementi elette, Anno XX, Juglio-Agosto, pp. 3-10.

Ann. Amélior. Plantes, 1978, **28** (1), 61-76.

Étude des possibilités de production d'hybrides F_1 intra- et interspécifiques chez le sous genre *Amydalus*.

III. — Aptitudes particulières des pêchers mâle-stériles

H. DAMAVANDY(*), R. BERNHARD et Ch. GRASSELLY

Station de Recherches d'Arboriculture fruitière, I.N.R.A., Centre de Recherches de Bordeaux, 33140 Pont-de-la-Maye

Résumé

La stérilité mâle chez *P. persica* favorise l'hybridation interspécifique par *P. amygdalus*. Une persistance et une réceptivité plus longues du pistil des cultivars mâle-stériles de Pêcher sont probablement la cause de ce phénomène qui peut être général dans le genre *Prunus*.

Introduction

De nombreuses recherches et expérimentations ont montré l'intérêt des hybrides entre les espèces *persica* et *amygdalus* dans leur utilisation comme porte-greffes de différentes espèces cultivées du genre *Prunus*. Ces porte-greffes peuvent avoir une meilleure adaptation à des conditions défavorables du sol : chlorose, asphyxie des racines, résistance à certains nématodes; ils peuvent aussi accroître le développement de la variété greffée.

Les hybrides naturels entre ces deux espèces, connus depuis longtemps, sont assez rares. Le rendement des hybridations artificielles est généralement faible, ce qui limite les possibilités de sélection de ces porte-greffes.

Dans ce travail, nous avons étudié la possibilité de production de semences hybrides en utilisant la stérilité mâle de certains cultivars de Pêcher.

(*) Adresse actuelle : Faculté d'Agronomie de Tabriz (Iran).

I. — Méthode d'étude

Des hybridations contrôlées ont été réalisées comparativement sur des pêchers mâle-stériles et mâle-fertiles avec un pollen de Pêcher et différents pollens d'Amandier. Ces pollinisations ont été faites à différents stades de la floraison des arbres femelles et aussi pour chacun de ses stades sur des fleurs repérées aux différents stades de leur évolution, dans le but d'analyser le comportement particulier des variétés mâle-stériles de Pêcher.

Les hybridations ont été réalisées avec la technique classique de la pollinisation contrôlée : les grains de pollen de la variété mâle sont déposés à l'aide d'un pinceau sur le stigmate des fleurs de l'arbre choisi comme parent femelle. Avant chaque pollinisation, la viabilité du pollen a été systématiquement éprouvée sur milieu gélosé. Sur l'arbre choisi comme parent femelle, les boutons floraux ont été repérés; l'isolement a été réalisé par la mise complète de l'arbre femelle sous cage. Les fleurs des pêchers mâle-stériles n'ont pas besoin d'être castrées. Cependant la castration a été opérée dans deux cas afin de déterminer si l'effet de la mutilation des organes mâles pouvait entraîner une modification du pourcentage de fécondation.

Pour cette étude, nous avons utilisé quatre variétés mâle-fertiles et trois variétés mâle-stériles de Pêcher comme parent femelle :

Variétés mâle-fertiles	*Variétés mâle-stériles*
« Halehaven », clone S.1158	« J.H. Hale », clone S.570
« Shalil », clone S.1365	F_2(S.749 × GF 305)1-5
« Sunhaven », clone S. 2217	F_2(S.749 × GF 305)1-7
F_2(S.749 × GF 305)1-4	

Ces variétés de Pêcher, variétés cultivées ou hybrides F_2(*), sont génétiquement voisines; elles diffèrent surtout par le caractère de fertilité pollinique. Ce fut en particulier le cas de plusieurs hybrides F_2(*) d'un même croisement présentant une disjonction pour le caractère récessif de la stérilité mâle.

Sept variétés d'Amandier, génétiquement bien différentes, furent utilisées comme variétés pollinisatrices. Leur choix tenait compte d'un certain nombre de caractères *a priori* intéressants à transmettre à la F_1 interspécifique. Notamment, la résistance aux maladies du feuillage d' « Ardéchoise » (R.61), une meilleure aptitude à la rhizogenèse de « Marcona » (R.185) et la tardiveté de floraison de « Cristomorto » (R.210).

II. — Résultats des hybridations contrôlées

A. — *Cas des pêchers mâle-fertiles pollinisés par différentes variétés d'Amandier* (tabl. 1)

Malgré les soins apportés aux pollinisations, on remarque que le rendement des croisements est nul ou faible : 0,0; 1,8; 3,4 et 7,6 p. cent pour les quatre variétés

(*) Les combinaisons parentales de ces hybrides F_2 étaient les suivantes :
S. 749 . . . . . pavie « Japan Golden Giant », mâle-stérile
GF 305. . . . . lignée homozygote européenne, mâle-fertile
La F_1 étant autofertile, on a obtenu en F_2 huit arbres mâle-fertiles et deux mâle-stériles.

TABLEAU 1

Rendements de l'hybridation de quatre variétés de Pêcher mâle-fertiles pollinisées, après castration, par différentes variétés d'Amandier

Variétés de Pêcher pollinisées / Variétés d'Amandier pollinisatrices	« Sunhaven »		« Shalil »		« F_2(S.749 × GF 305)1-4 »		« Halehaven »	
	Nombre de fleurs pollinisées	% de fruits récoltés	Nombre de fleurs pollinisées	% de fruits récoltés	Nombre de fleurs pollinisées	% de fruits récoltés	Nombre de fleurs pollinisées	% de fruits récoltés
« Ardéchoise » (R.61) . . .	279	1,0	123	4,1				
« Cristomorto » (R.210) . .			109	2,8	1 131	1,8	410	7,6
« Macrocarpa » (R.170) . .	181	2,0						
« Marcona » (R.185) . . .	167	1,0						
Moyennes.		1,3		3,4		1,8		7,6

de Pêcher « Sunhaven », « F_2(S.749 × GF 305)1-4 », « Shalil » et « Halehaven ». Des pourcentages également très faibles avaient été obtenus avec d'autres variétés de Pêcher et d'autres variétés d'Amandier. Les hybridations intervariétales de Pêcher donnent généralement, dans les mêmes conditions, des pourcentages de fécondation de l'ordre de 15 à 20 p. cent.

Nous avons observé au cours du développement des fruits issus des croisements Pêcher × Amandier, une chute plus importante que pour les fruits issus des croisements Pêcher par Pêcher, ceci à un stade de développement avancé. L'observation des fruits obtenus montre qu'un certain nombre d'entre-eux ont des graines mal formées, ce qui peut expliquer la rareté des hybrides naturels issus d'un parent femelle Pêcher.

B. — *Cas des pêchers mâle-stériles pollinisés par différentes variétés d'Amandier* (tabl. 2)

On constate que les rendements des croisements sont beaucoup plus élevés que ceux observés en pollinisant des variétés de Pêcher mâle-fertiles. Ils sont comparables à ceux obtenus dans des combinaisons intraspécifiques. Il semble que les différentes variétés d'Amandier pollinisatrices se comportent de façon analogue; les rendements des hybridations, pour les années 1968 et 1969, avec l'amandier « Cristomorto » sont du même ordre : 19,1, 16,8 et 18,9 p. cent.

Pour la variété « J.H. Hale » (S.570), bien qu'il s'agisse d'une variété mâle-stérile, la moitié des fleurs ont été castrées pour étudier l'effet de la castration sur le rendement de l'hybridation. Nous avons ainsi obtenu des chiffres très voisins, légèrement supérieurs pour les fleurs non castrées (12,3 et 15,0 p. cent). Le rendement moyen, 17 p. cent, de l'hybridation des pêchers mâle-stériles pollinisés par Amandier, permet d'envisager plusieurs voies d'amélioration :

1° La production systématique de semences hybrides F_1 Pêcher × Amandier dans des vergers isolés grâce à l'activité d'insectes pollinisateurs si nous sélectionnons préalablement :

— les combinaisons les plus favorables pour les objectifs choisis : effet d'hétérosis, compatibilité de greffe, résistance à la chlorose, à l'asphyxie des racines, etc.

— des variétés parentales d'époque de floraison peu décalée : un décalage important nécessitant l'apport artificiel de pollen ou d'arbres en caisse dont la floraison aurait été artificiellement retardée.

2° La réalisation de nombreux hybrides F_1 parmi lesquels pourront être sélectionnés de nouveaux clones ayant des aptitudes particulières — les possibilités de sélection s'exerçant jusqu'ici sur un matériel végétal trop restreint.

III. — Mise en évidence d'une physiologie particulière des fleurs de pêchers mâle-stériles

Nous avons essayé de chercher qu'elles pouvaient être les causes possibles du comportement particulier des pêchers mâle-stériles vis-à-vis d'une pollinisation par une espèce différente, l'Amandier.

Pour cela nous avons, par pollinisations échelonnées sur des fleurs repérées, déterminé la durée de réceptivité efficace des styles, sur deux couples de pêchers génétiquement voisins, mâle-stérile et mâle-fertile, utilisés comme parents femelles.

TABLEAU 2

Rendements de l'hybridation de trois variétés de Pêcher mâle-stériles pollinisées par différentes variétés d'Amandier

Variétés de Pêcher pollinisées / Variétés d'Amandier pollinisatrices	« F_2(S.749 × GF 305)1-7 »		« F_2(S.749 × GF 305)1-5 »		« J.H. Hale » (S.570)	
	Nombre de fleurs pollinisées	% de fruits récoltés	Nombre de fleurs pollinisées	% de fruits récoltés	Nombre de fleurs pollinisées	% de fruits récoltés
« Aï » (R.189) :						
année 1968	747	15,9				
« Ardéchoise » (R.61) :						
année 1968	403	23,3				
année 1969			296	24,3		
« Cristomorto » (R.210) :						
année 1968	173	19,1				12,3 (fleurs castrées)
année 1969	107	16,8	248	18,9	584	15,0 (fleurs non castrées)
« Macrocarpa » (R.170) :						
année 1968	214	15,9				
« Marcona » (R.185) :						
année 1968	897	12,4				
« Mollar de la Princesse » (R.163) :						
année 1968	408	20,6				
année 1969			249	22,1		
« Texas » (R.270) :						
année 1968	768	15,9				
année 1969			250	29,6		
Moyennes des pourcentages :		17,5				
année 1968		16,8		23,5		13,6
année 1969						

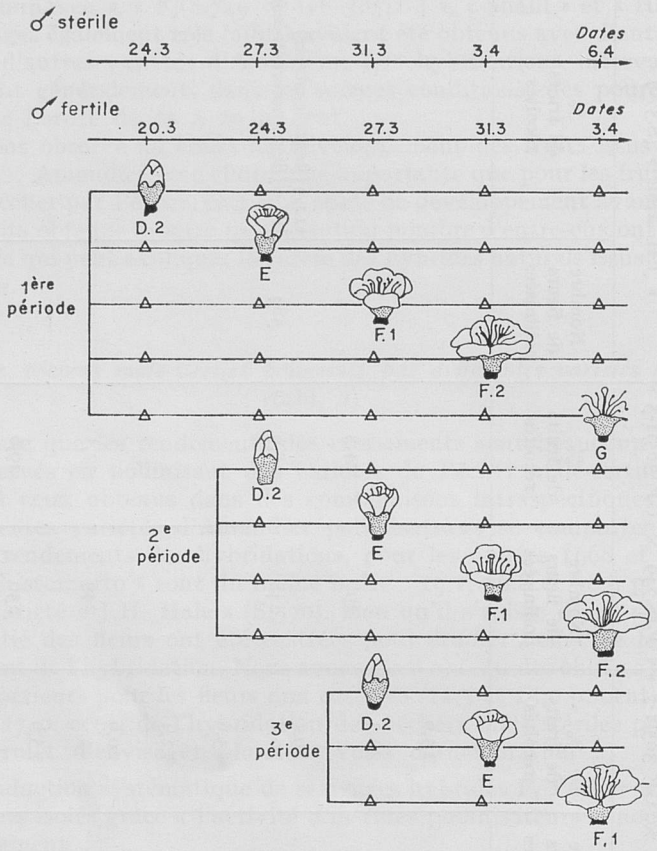


FIG. 1. — *Dessins du bouton floral ou de la fleur représentant les dates et les stades de pollinisation sur les fleurs repérées. Ces pollinisations à un stade floral différent ont été répétées à trois périodes de floraison des arbres (début, milieu et fin).*

Les pollinisations artificielles avec Pêcher et Amandier ont été réalisées à trois périodes ou stades de la floraison de l'arbre femelle (début, milieu et fin) en repérant les divers stades d'évolution de la fleur : D_2, E, F_1, F_2 et G (fig. 1). Par la suite, les observations ont porté sur le rendement des hybridations et sur la croissance du pistil en fonction de l'évolution de la fleur et du moment de la pollinisation.

Nous avons également examiné si l'accroissement de la période de réceptivité des pistils des variétés mâle-stériles ne s'accompagnait pas d'un allongement de la longueur des styles.

1. — *Étude du premier couple de pêchers*

Ce couple constitué par les deux variétés hybrides :

F_2 (S.749 × GF 305)1-4, variété mâle-fertile,
et F_2 (S.749 × GF 305)1-7, variété mâle-stérile,

a été pollinisé par deux pollens différents, l'un du pêcher « Nemaguard », l'autre de l'amandier « Cristomorto ». Les deux variétés de ce couple ont des caractéristiques voisines pour de nombreux caractères; elles présentent cependant un léger décalage de floraison.

a) *Pollinisation avec le pêcher « Nemaguard »* (S. 2811)

Les résultats obtenus (tabl. 3, fig. 2) à la suite de la pollinisation de ce premier couple de pêchers par le pêcher « Nemaguard » (S.2811) indiquent que :

— le *rendement moyen de l'hybridation*, c'est-à-dire le nombre de fruits obtenus pour 100 fleurs pollinisées, était légèrement supérieur pour la variété mâle-stérile (11,2 p. cent) que pour la variété mâle-fertile (9,4 p. cent).

— pour les deux pêchers, avec ou sans pollen, *les hybridations réalisées sur les fleurs du début de la période de floraison ont un meilleur rendement* (17,6 et 19,6 p. cent) que celles réalisées sur les fleurs du milieu de la floraison (8,6 et 12,6 p. cent) ou de la fin de la floraison (1,2 et 2,2 p. cent). Ces différences ont été observées pour des fleurs pollinisées au même stade de développement individuel; elles ne semblent pas dues aux conditions climatiques, les deux arbres étudiés ayant été placés dans de petites serres d'isolement légèrement chauffées pendant la période de floraison;

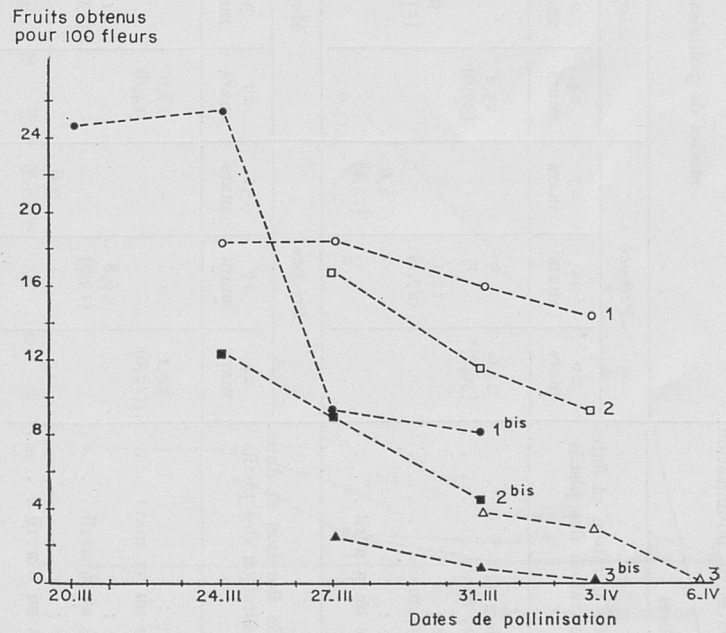


FIG. 2. — *Évolution du rendement de l'hybridation d'un couple de pêchers (mâle-stérile et mâle-fertile) pollinisé, par le pêcher « Nemaguard », à différents stades d'évolution de la fleur et à trois périodes de la floraison des arbres femelles. Courbes 1, 2 et 3 pour la variété mâle-stérile; courbes 1bis, 2bis et 3bis pour la variété mâle-fertile.*

Pêcher mâle stérile (F_2 S.749 × GF.305)1-7 ○ □ △
Pêcher mâle fertile (F_2 S.749 × GF.305)1-4 ● ■ ▲
Périodes 1re 2e 3eme

TABLEAU 3

Rendements des hybridations du 1er couple de pêchers par le pêcher « Nemaguard » (S.2811) en fonction de la période de floraison des arbres et du stade de développement des fleurs au moment de leur pollinisation

Pêcher mâle-fertile « F_2(S.749 × GF 305)1-4 » — Dates de pollinisation / Périodes de floraison des arbres	Stades de pollinisation des fleurs(**)									Rendements des hybridations	
	Précoce			Moyen			Tardif			Moyenne par période	Moyenne générale
Périodes de floraison et dates de mensuration des pistils	20 mars	24 mars	27 mars	24 mars	27 mars	31 mars	27 mars	31 mars	3 avril		
1re période : 20 au 27 mars	24,6 (39,2)*			25,2 (37,9)			9,8 (38,0)			19,6 (38,4)	
2e période : 24 au 31 mars		12,1 (27,1)			9,0 (21,7)			4,8 (21,8)		8,6 (23,5)	9,4
3e période : 27 mars au 3 avril			2,6 (22,2)			1,0 (21,9)			0,0 (22,4)	1,2 (22,7)	

Pêcher mâle-stérile « F_2(S.749 × GF 305)1-7 »	Précoce			Moyen			Tardif			Moyenne par période	Moyenne générale
Périodes de floraison et dates de mensuration des pistils	24 mars	27 mars	31 mars	27 mars	31 mars	3 avril	31 mars	3 avril	6 avril		
1re période : 24 mars au 31 mars	18,1 (12,6)			18,6 (14,8)			16,0 (15,4)			17,6 (14,2)	
2e période : 27 mars au 3 avril		16,8 (13,6)			11,8 (13,5)			9,2 (17,0)		12,6 (14,7)	11,2
3e période : 31 mars au 6 avril			3,6 (15,5)			3,0 (16,2)			0,0 (16,8)	2,2 (16,2)	

(*) Les *nombres entre parenthèses* indiquent le pourcentage d'accroissement de la longueur moyenne des pistils depuis l'ouverture des fleurs jusqu'à la sénescence de leur style.

(**) *Stades de pollinisation:* « Précoce » : fleurs jeunes — « Moyen » : fleurs adultes — « Tardif » : fleurs âgées.

— *les fleurs du pêcher mâle-stérile de la première période de floraison montrent une période de réceptivité des pistils nettement plus longue* que celle des fleurs du pêcher mâle-fertile. La pente de la courbe 1 « variété mâle-stérile » est moins forte que celle de la courbe 1bis « variété mâle-fertile » (fig. 2);

— dans presque tous les cas, les fleurs pollinisées à un stade précoce (fleur jeunes) sont plus aptes à la fécondation que celles pollinisées à un stade moyen (fleurs adultes) et surtout à un stade tardif (fleurs âgées).

b) *Pollinisation avec l'amandier « Cristomorto »* (R. 210)

Les pollinisations échelonnées à différents stades d'évolution de la fleur et à trois périodes de floraison des deux variétés de Pêcher par le pollen de « Cristomorto », montrent pour le premier couple étudié et *à tous les stades de la floraison la supériorité du pêcher mâle-stérile* en ce qui concerne le rendement de l'hybridation (tabl. 4, fig. 3).

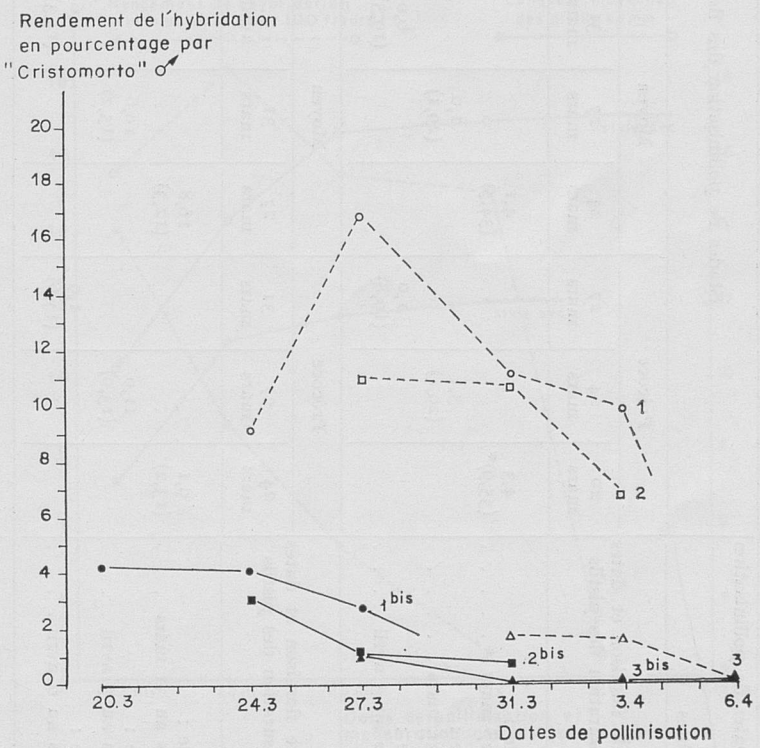


FIG. 3. — *Évolution du rendement de l'hybridation du premier couple de Pêchers pollinisé par l'amandier « Cristomorto » à différents stades d'évolution de la fleur et à trois périodes de la floraison des arbres femelles. Courbes 1, 2 et 3 pour la variété mâle-stérile; courbes 1bis, 2bis et 3bis pour la variété mâle-fertrile.*

♀ Pêcher ♂ stérile F_2(S.749 × GF.305)1-7 ○ □ △
♀ Pêcher ♂ fertile F_2(S.749 × GF.305)1-4 ● ■ ▲
Périodes 1 2 3

TABLEAU 4

Rendements des hybridations du 1er couple de pêchers par l'amandier « Cristomorto » (R. 210) en fonction de la période de floraison des arbres et du stade de développement des fleurs au moment de leur pollinisation

Pêcher mâle-fertile « F_2(S.749 × GF 305)1-4 » — Dates de pollinisation / Périodes de floraison des arbres	Périodes de floraison et dates de mensuration des pistils	Stades de pollinisation des fleurs(**)									Rendements des hybridations	
		Précoce			Moyen			Tardif			Moyenne par période	Moyenne générale
		20 mars	24 mars	27 mars	24 mars	27 mars	31 mars	27 mars	31 mars	3 avril		
	1re période : 20 au 27 mars	4,3 (35,9)*			4,1 (34,5)			2,8 (35,5)			3,6 (35,3)	1,8
	2e période : 24 au 31 mars		3,1 (29,4)			1,0 (29,1)			0,7 (27,7)		1,6 (28,6)	
	3e période : 27 mars au 3 avril			1,0 (19,8)			0,0 (19,5)			0,0 (18,6)	0,3 (19,3)	
Pêcher mâle-stérile « F_2(S.749 × GF 305)1-7 »	Période de floraison et dates de mensuration des pistils	Précoce			Moyen			Tardif			Moyenne par période	Moyenne générale
		24 mars	27 mars	31 mars	27 mars	31 mars	3 avril	31 mars	3 avril	6 avril		
	1re période : 24 mars au 31 mars	9,1 (13,2)			16,8 (12,3)			11,1 (15,7)			15,0 (13,7)	8,5
	2e période : 27 mars au 3 avril		11,0 (13,0)			10,6 (15,2)			6,7 (15,7)		9,4 (14,6)	
	3e période : 31 mars au 6 avril			1,9 (14,6)			1,6 (14,3)			0,0 (17,0)	1,2 (15,3)	

(*) Les *nombres entre parenthèses* indiquent le pourcentage d'accroissement de la longueur moyenne des pistils depuis l'ouverture des fleurs jusqu'à la sénescence de leur style.

(**) *Stades de pollinisation :* « Précoce » : fleurs jeunes — « Moyen » : fleurs adultes — « Tardif » : fleurs âgées.

2. — *Étude du second couple de pêchers*

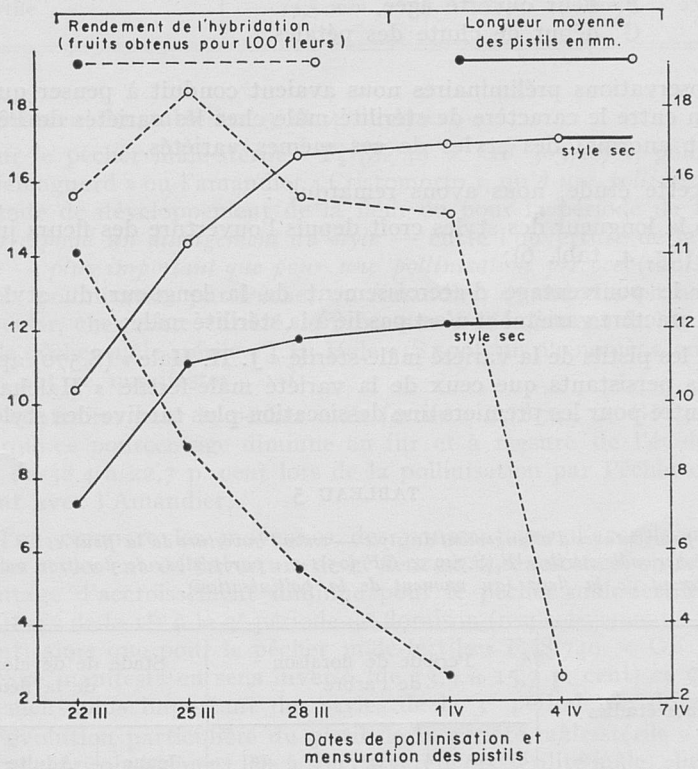
Ce couple est formé par les deux variétés de Pêcher cultivées :

« J.H. Hale » (S.570), variété mâle-stérile,
et « Halehaven » (S.1158), variété mâle-fertile (semis de « J.H. Hale »),

qui, sans être génétiquement aussi voisines que celles du premier couple, sont cependant assez proches pour certaines de leurs caractéristiques.

Les deux variétés de ce second couple furent simplement pollinisées par l'amandier « Cristomorto » (R.210), tous les trois jours à partir du début de la floraison. On constate que :

— *pour le pêcher mâle-fertile « Halehaven », seules les pollinisations les plus précoces ont un rendement acceptable* (14 p. cent) et que la baisse de rendement de l'hybridation est très rapide (cf. courbes en tirés de la fig. 4);



Variété « J. H. Hale » S.570 mâle-stérile : ○
Variété « Halehaven » S.1158 mâle fertile : ●
pollinisées par l'amandier « Cristomorto » R.210.

FIG. 4. — *Évolution du rendement de l'hybridation du second couple de pêchers pollinisé par l'amandier « Cristomorto » en fonction de la période de floraison des arbres. Évolution de la longueur moyenne des pistils au moment des pollinisations.*

— pour le pêcher mâle-stérile « J.H. Hale », le rendement de l'hybridation reste élevé pendant 10 jours environ ce qui suppose une plus longue période de réceptivité des styles;

3. — *Étude de l'évolution de la longueur et de la persistance du style chez ces deux couples de variétés de pêcher*

Des mensurations précises, réalisées tous les trois ou quatre jours sur des lots de fleurs séparés, nous ont permis d'étudier l'évolution de la longueur du style au cours du développement de la fleur en tenant compte :

— de la période de floraison de l'arbre (précoce, moyenne, tardive);
— du stade de développement de la fleur au moment de la pollinisation :

D_2 juste avant l'ouverture de la fleur,
E étamines bien visibles,
F_1 fleur ouverte jeune, (fig. 1)
F_2 fleur ouverte âgée,
G début de chute des pétales.

Des observations préliminaires nous avaient conduit à penser qu'il existait une relation entre le caractère de stérilité mâle chez les variétés de Pêcher et un allongement anormal des styles de ces mêmes variétés.

Dans cette étude, nous avons remarqué :

1° que la longueur des styles croît depuis l'ouverture des fleurs jusqu'à leur sénescence (fig. 4, tabl. 6);

2° que le pourcentage d'accroissement de la longueur du style apparaît comme un caractère variétal et n'est pas lié à la stérilité mâle;

3° que les pistils de la variété mâle-stérile « J. H. Hale » (S.570) apparaissent un peu plus persistants que ceux de la variété mâle-fertile « Halehaven ». La figure 4 montre pour les premiers une dessiccation plus tardive des styles.

TABLEAU 5

Moyennes des pourcentages d'allongement du style — entre l'ouverture de la fleur et sa sénescence — chez le pêcher mâle-stérile « F_2(S.749 × GF 305)1-7 » par période de floraison ou par stade de développement de la fleur (au moment de la pollinisation).

Croisements étudiés	Période de floraison de l'arbre			Stade de développement de la fleur		
	1re	2e	3e	Jeune	Adulte	Agée
Pêcher « F_2(S.749 × GF 305)1-7» :						
× Pêcher « Nemaguard »	14,2	14,7	16,2	13,9	14,8	16,0
× Amandier «Cristomorto»	13,7	14,6	15,3	13,6	13,9	16,1

TABLEAU 6

Accroissement moyen de la longueur du pistil des variétés de Pêcher étudiées

Variétés de Pêcher étudiées	Longueur moyenne des pistils (en mm)		Pourcentage d'accroissement
	à l'ouverture de la fleur	à la sénescence de la fleur	
« J.H. Hale » : mâle-stérile	10,3 mm	17,1 mm	65 p. cent
« Halehaven » : mâle-fertile	7,3 mm	12,1 mm	63 p. cent
« F_2(S.749 × GF 305)1-7 » : mâle-stérile	14,3 mm	16,5 mm	15 p. cent
« F_2(S.749 × GF 305)1-4 » : mâle-fertile	13,5 mm	17,6 mm	28 p. cent

4° L'examen des tableaux 3 et 4 montre :

a) pour le pêcher mâle-stérile « F_2 (S.749 × GF 305)1-7 », pollinisé par le pêcher « Nemaguard » ou l'amandier « Cristomorto », qu'*à une pollinisation tardive* (pour le stade de développement de la fleur ou pour la période de floraison de l'arbre) *correspond un allongement du style* — entre l'ouverture de la fleur et sa sénescence — *plus important que pour une pollinisation précoce* (tabl. 5). Autrement dit, la pollinisation par Pêcher ou Amandier, quand elle est assez précoce semble ralentir, chez cette variété, le processus d'allongement du style;

Pour le pêcher mâle-stérile « J.H. Hale » (S.570), un phénomène analogue bien que moins net se manifeste.

b) au contraire, pour le pêcher mâle-fertile « F_2(S.749 × GF 305)1-4 », on remarque que ce pourcentage diminue au fur et à mesure de l'évolution de la floraison : de 38,4 à 22,7 p. cent lors de la pollinisation par Pêcher et de 35,3 à 19,3 p. cent avec l'Amandier;

c) si l'on compare les moyennes des pourcentages d'accroissement de la longueur des styles entre l'ouverture de la fleur et sa sénescence, on remarque que ce pourcentage d'accroissement diminue pour le pêcher mâle-fertile « F_2(S.749 × GF 305)1-4 » de la 1re à la 3e période de floraison (respectivement : 36,8, 26,0 et 21,0 p. cent) alors que pour le pêcher mâle-fertile « F_2(S.749 × GF 305)1-7 » ce phénomène se manifeste en sens inverse (de 13,9 à 15,7 p. cent) ce qui implique un allongement plus important des styles de la 3e période de floraison.

Cette évolution particulière du pistil de la variété mâle-stérile « F_2(S.749 × GF 305)1-7 » est probablement liée à son caractère de stérilité mâle; elle correspond vraisemblablement à la période de réceptivité plus longue du pistil qui facilite l'« hybridation éloignée » par l'Amandier.

On pourrait objecter que si les variétés mâle-fertiles ne montrent pas d'allongement particulier lorsque le moment de la pollinisation est retardé c'est parce que dans cette étude, seules les fleurs de ces variétés ont été castrées et que la castration aurait pu perturber ce processus d'accroissement tardif du style. Il ne

semble pas que ce soit la raison, en effet l'étude du tableau 6 montre que le pourcentage d'accroissement global des styles apparaît comme un caractère variétal et que les variétés mâle-fertiles castrées n'apparaissent pas comme ayant un pourcentage d'accroissement systématiquement réduit.

Discussion

Ces essais de pollinisation échelonnées nous ont permis de montrer :

1° que le rendement de l'hybridation (nombre de fruits obtenus pour 100 fleurs pollinisées) est supérieur avec les fleurs s'épanouissant pendant le début de la période de floraison de l'arbre (fig. 2 et 4). En effet, ce résultat ne semble pas pouvoir être attribué à une variation des éléments du climat;

2° que le rendement de l'hybridation est supérieur lorsque la pollinisation est réalisée sur des fleurs pas trop âgées; les pollinisations dites « précoces » ou « moyennes » donnent le meilleur rendement. La période la plus favorable pour chaque fleur dure six jours environ (tabl. 3) pour le début de la floraison et seulement trois jours pour le milieu de la floraison de l'arbre.

3° que chez la variété mâle-stérile de pêcher « F_2(S.749 × GF 305)1-7 », la baisse du pourcentage de l'hybridation par le pêcher « Nemaguard », au cours de l'évolution de la floraison de l'arbre, est moins rapide que pour la variété mâle-fertile « F_2(S.749 × GF 305)1-4 » (tabl. 3, fig. 2). Ces résultats indiquent chez la première une période de réceptivité un peu plus longue des organes floraux.

L'hypothèse d'une persistance plus longue du pistil en état de réceptivité semble bien démontrée. Cette persistance favorise le succès de l'hybridation interspécifique Pêcher par Amandier, la croissance des tubes polliniques de l'Amandier étant plus lente dans les tissus du style de Pêcher. Il est intéressant de remarquer que pour la variété mâle-fertile « Halehaven » pollinisée par Amandier, seule la pollinisation très précoce (22 mars) a donné un bon rendement : 14,1 p. cent (fig. 4). Ceci confirme que les mauvais résultats obtenus lors des croisements entre variétés mâle-fertiles de Pêcher et Amandier sont dus à une durée insuffisante de réceptivité du pistil de ces variétés.

Cette plus grande persistance de réceptivité des pistils des variétés mâle-stériles de Pêcher pourra probablement être mise à profit pour la réalisation d'autres hybridations interspécifiques[1]. Sur le plan de la sélection, la possibilité de réaliser facilement l'hybridation Pêcher par Amandier en utilisant la stérilité mâle de certaines variétés de Pêcher est intéressante. En effet, l'obtention de semences hybrides interspécifiques F_1 serait la méthode la plus simple pour produire des porte-greffes hybrides Pêcher par Amandier.

Les différents lots de semences hybrides F_1 obtenues à la suite de l'hybridation des variétés mâle-stériles de Pêcher par l'Amandier ont été mis en culture pour étudier leur aptitude à la germination. Certains lots ont été mis directement en stratification (germination naturelle) d'autres ont été cultivés *in vitro* (culture d'embryons sur milieu gélosé). Les semences hybrides F_1 obtenues avec les aman-

[1] Des résultats ont été obtenus lors des croisements interspécifiques :
— *Prunus insititia* (cv. « Mirabelle ») mâle-stérile par *Prunus cerasifera* et *Prunus dasycarpa*.

TABLEAU 7

Étude de la germination des semences hybrides F_1 obtenues par pollinisation des trois variétés mâle-stériles de Pêcher avec différentes variétés d'Amandier

Amandiers pollinisateurs	Culture d'embryons			Germination en pépinière après stratification	
	Nombre de semences hybrides	Embryons normaux	Plants obtenus	Nombre de semences	Plants obtenus
« Texas » (R.270) . . .	62	60	37	41	25
« Macrocarpa » (R.170) .	34	29	17	—	—
« Marcona » (R.185) . . .	56	43	32	36	17
« Ardéchoise » (R.61) . .	50	38	28	42	14
« Cristomorto » (R.210) .	—	—	—	17	13
« Aï » (R.189).	—	—	—	96	55
« Mollar de la Princesse » (R.163)	—	—	—	73	23
Totaux	202	170	114	305	147
Pourcentage d'hybrides obtenus.	56 p. cent			48 p. cent	

diers « Ardéchoise », « Marcona » et « Texas » ont été étudiées selon les deux modes de culture (tabl. 7).

Nous avons pu ainsi vérifier la réalité de la fécondation interspécifique chez tous les plants hybrides F_1 obtenus. Le pourcentage de germination de ces semences hybrides F_1, de l'ordre de 50 p. cent, reste cependant un peu faible.

Conclusion

Nous avons cherché dans ce travail à vérifier des hypothèses formulées à la suite d'observations préliminaires concernant le comportement un peu particulier des fleurs des variétés mâle-stériles de Pêcher. Cette stérilité mâle provient d'une dégénérescence des cellules mères des grains de pollen intervenant après la formation des tétrades au cours de la méiose (BERNHARD et DELMAS, 1953).

Deux années d'expérimentation systématique ont montré l'aptitude particulière à l'hybridation de deux variétés mâle-stériles de Pêcher par l'Amandier. Des comparaisons réalisées avec des variétés génétiquement très voisines mais ayant du pollen, nous permettent d'avancer que cette aptitude n'est pas liée à la variété mais à la stérilité mâle. Certes la démonstration aurait été plus rigoureuse si elle avait été réalisée sur deux clones d'une même variété dont l'un aurait été mâle-stérile par exemple deux clones de la variété de pêcher « J.H. Hale » (avec

et sans pollen). La mise en évidence de cette caractéristique permettra d'envisager avec plus de chances de succès d'autres hybridations « éloignées » dans le genre *Prunus*.

La dégénérescence des cellules mères des grains de pollen retentit sur la physiologie des organes femelles : c'est ainsi que nous pensons avoir montré que chez les variétés mâle-stériles de Pêcher la période de réceptivité du pistil s'accroît de plusieurs jours.

Reçu pour publication en octobre 1977.

Summary

Studies on production of seeds from intra- and interspecific F_1 hybrids in the subgenus Amygdalus. III. — Natural dispositions of the male sterile Peach cultivars.

Interspecific hybridization of *P. persica* by *P. amygdalus* is favoured by male sterility of some Peach cultivars. Male sterility is characterized in Peach cvs. by a persistent pistil with a longer period of receptivity. That special features contribute to success of interspecific hybridizations of *P. persica* with *P. amygdalus*. It may be also proved useful for other *Prunus* spp. interspecific crosses.

Références bibliographiques

BERNHARD R., DELMAS H.-G., 1953. Observations sur la biologie florale du Pêcher. *Ann. Amélior. Plantes*, **3**, 389-400.

GRASSELLY Ch., 1974. Étude des possibilités de production d'hybrides F_1 intra- et interspécifiques chez le sous-genre *Amygdalus*. I. — Hétérosis chez *Prunus persica* hybridé par *Prunus persica*, *Prunus davidiana* et *Prunus kansuensis*. *Ann. Amélior. Plantes*, **24**, 307-315.

GRASSELLY Ch., DAMAVANDY H., 1974. Étude des possibilités de production d'hybrides F_1 intra-et interspécifiques chez le sous-genre *Amygdalus*. II. — Combinaisons réciproques : *Prunus amygdalus* et *Prunus persica*. *Ann. Amélior. Plantes*, **24**, 405-414.

Ann. Amélior. Plantes, 1978, **28** (1), 77-87.

Étude comparative du métabolisme photorespiratoire chez différentes variétés de Soja [1]

J. C. LATCHÉ(*), G. VIALA(**), J. CALMÉS(**) et G. CAVALIÉ(*)

avec la collaboration technique de
Mmes Geneviève BAILLY-FENECH et Gisèle BORDERIE-CANTALOUBE

Laboratoire Associé au C.N.R.S. nº 241,
(*) *Centre de Physiologie végétale,*
Université Paul Sabatier,
118, route de Narbonne,
31077 Toulouse Cedex
(**) *Laboratoire de Physiologie végétale,*
Institut catholique,
31, rue de la Fonderie,
31068 Toulouse Cedex

Résumé

Une étude du métabolisme photorespiratoire a été effectuée chez neuf variétés de Soja (*Glycine max* (L) Merr.). L'utilisation de glycolate 1-^{14}C par les parties épicotylées a été suivie durant 30 minutes et la radioactivité incorporée dans les différents constituants (acides aminés, acides organiques, glucides) ou rejetée dans l'anhydride carbonique a été mesurée.

Les variétés « Hodgson » et « Swift » sont les plus aptes à fixer le carbone du glycolate, la première sous forme de protéines et de glucides, la seconde sous forme d'acides aminés libres. En revanche, une émission importante de $^{14}CO_2$ a été observée pour les variétés « Adepta » et « Wells ».

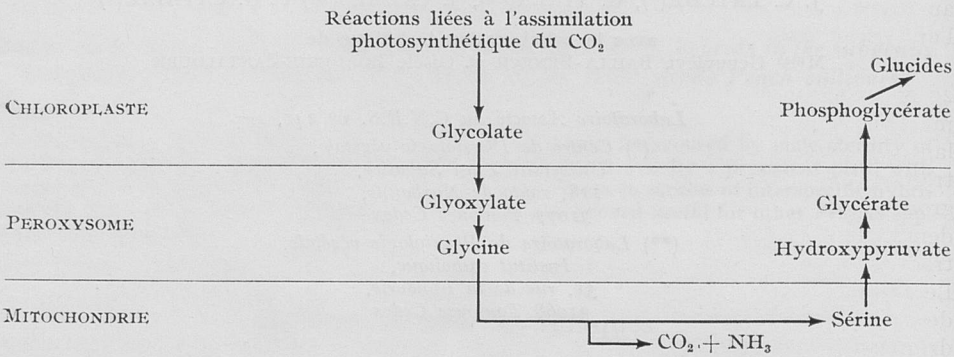
Introduction

Des travaux antérieurs (CALMÉS *et al.*, 1977a) ont montré que l'utilisation *in vivo* de glycolate 1-^{14}C par de jeunes plants de Soja (*Glycine max* (L.) Merr.) se traduit par une incorporation rapide du radiocarbone, d'abord dans la glycine et la sérine, ensuite dans les composés glucidiques et les protéines; parallèlement, on observe une émission importante d'anhydride carbonique marqué. Ces résultats

[1] Ce travail a été effectué dans le cadre d'une A.T.P. C.N.R.S. : « Bases physiologiques et génétiques de la production végétale ».

sont conformes aux données acquises sur les mécanismes biochimiques de la photorespiration (TOLBERT, 1971; ZELITCH, 1971; CHOLLET et OGREN, 1975). Ce processus, en grande partie responsable du faible rendement photosynthétique des plantes de type C_3 (ZELITCH, 1971; JOLIVET, 1976; MOYSE, 1976), comporte différentes étapes se déroulant dans le chloroplaste, le peroxysome et la mitochondrie; les principales d'entre elles sont mentionnées dans le tableau 1.

TABLEAU 1



Nous nous proposons, au cours du présent travail, de comparer le métabolisme du glycolate 1-^{14}C chez diverses variétés de Soja susceptibles d'être implantées en France, ou pouvant être utilisées pour l'amélioration de celles qui y sont déjà cultivées (BLANCHET, 1975). Le but principal de cette étude est de rechercher si, parmi les variétés actuellement disponibles, certaines sont capables d'intégrer une plus grande partie du carbone du glycolate dans des molécules azotées ou glucidiques : une telle propriété, qui implique une réduction des pertes de matière organique sous forme de CO_2, entraînerait une augmentation du taux d'assimilation photosynthétique. Des différences variétales, au niveau de la photosynthèse nette, ont été précédemment signalées chez le Soja (DREGER *et al.*, 1969; DORNHOFF et SCHIBLES, 1970).

Matériel et méthodes

En accord avec le Laboratoire d'Amélioration des Plantes de l'École nationale supérieure agronomique de Toulouse, nous avons retenu 9 variétés, d'autant plus précoces que le numéro de groupe est faible : 4 proviennent des États-Unis (« Swift » groupe 0; « Hodgson », groupe 1; « Amsoy 71 » et « Wells », groupe 2), 4 sont d'origine européenne (« Giessen 57/66 », groupe 0, R.F.A.; « Adepta », groupe 0-1, R.D.A.; « GSZ 3 », groupe 1, Hongrie; « Vniim k 1 », groupe 1-2, U.R.S.S.) et la dernière, « Hei-Long 3 », groupe 1, est d'origine chinoise.

Les cultures ont été effectuées sur sable imbibé de la solution nutritive de HOAGLAND et ARNON modifiée par MORARD *et al.* (1974), en conditions contrôlées :

température, 18 à 22 °C; intensité lumineuse, 9 000 lux; héméropériode, 14 heures; hygrométrie, 70 p. cent de la saturation.

Les végétaux sont récoltés 18 jours après semis. Chaque essai porte sur les parties épicotylées de deux plantes, prélevées par section sous l'eau : la goutte de liquide qui perle alors à la section évite ainsi toute rupture de capillarité dans les vaisseaux conducteurs. Les bases des tiges sont engagées dans un tube à hémolyse contenant 100 µl d'eau distillée et 50 µl d'une solution de glycolate 1-^{14}C correspondant à une radioactivité de 5 µCi (radioactivité spécifique du glycolate : 11,4 mCi/mmole; provenance : Amersham Radiochemical Centre). L'absorption se déroule dans une enceinte éclairée par une lampe à vapeur de mercure (8 000 lux au niveau de l'échantillon végétal) et balayée par un courant d'air humidifié; l'anhydride carbonique émis est recueilli dans une solution de potasse N.

Quatre essais d'incorporation, dont les durées sont respectivement de 5, 10, 20 et 30 minutes, ont été effectués pour chaque variété. En fin d'expérience, le matériel végétal est fixé dans de l'azote liquide, puis stabilisé dans de l'eau bouillante. L'extraction aqueuse des constituants solubles, le fractionnement des extraits bruts sur échangeurs d'ions et l'analyse chromatographique des différents groupes de métabolites font appel à des techniques classiques décrites précédemment (Calmés *et al.*, 1977*a*). La validité des méthodes de stabilisation et d'extraction a été plus particulièrement contrôlée au cours d'essais préliminaires. Le résidu d'extraction insoluble est desséché sous vide en présence de chlorure de calcium et une partie aliquote, hydrolysée en tube scellé par l'acide chlorhydrique 6 N (Boulanger et Biserte, 1950), sert à l'étude des acides aminés protéiques.

Après autoradiographie, les taches correspondant, sur les chromatogrammes, aux composés marqués ont été découpées; les mesures de radioactivité ont été réalisées directement au moyen d'un spectromètre Packard Tricarb 2002, en utilisant le mélange scintillant de Bray (1960), éventuellement additionné de Cab-O-Sil (Duncombe et Rising, 1969). Le marquage retrouvé au niveau du glycolate permet d'évaluer la quantité de précurseur non métabolisé. La radioactivité totale de la fraction insoluble a été déterminée, après combustion, à l'aide d'un Oxidizer Packard.

Résultats et discussion

1. — *Développement de l'appareil végétatif*

Lors de la récolte, 18 jours après le semis, la partie épicotylée de toutes les variétés comprend : la tige (en moyenne 31 % de la masse de matière fraîche), les deux feuilles primordiales (23 %), la première feuille trifoliolée (24 %), la seconde feuille trifoliolée et le bourgeon terminal (22 %). Alors que la répartition de la matière fraîche entre ces quatre parties est sensiblement la même pour chacune des variétés, la masse totale est plus élevée pour « Swift » (4,5 g) et « Wells » (4,3 g) et nettement plus faible pour « Amsoy 71 » (2,7 g), « Hei-Long 3 » (2,4 g) et « GS Z3 » (2,2 g). La matière sèche représente, en moyenne, 11 p. cent de la masse de matière fraîche pour la plante entière, soit 9 p. cent pour la tige, 10,2 p. cent pour les feuilles primordiales, 12,1 p. cent pour la première feuille trifoliolée et 13,7 p. cent pour la seconde feuille trifoliolée et le bourgeon terminal.

2. — *Utilisation, en fonction du temps, du glycolate* 1-^{14}C

La radioactivité incorporée par les différents échantillons après 10, 20 ou 30 minutes, varie peu; elle est en moyenne de $7,5.10^6$ dpm, sauf pour les variétés « Amsoy 71 » et « GSZ 3 » pour lesquelles la pénétration du précurseur est un peu moins élevée (respectivement 5,1 et $5,8.10^6$ dpm). Seules les données obtenues après 10 et 30 minutes d'expérimentation seront considérées (tabl. 2 et 3). En effet pour les essais les plus courts (5 mn), l'absorption du glycolate est encore partielle, d'où des différences, entre variétés, qui ne paraissent pas significatives du métabolisme du glycolate. Les expériences de durée 20 minutes conduisent, quant à elles, à des résultats sensiblement identiques à ceux enregistrés au terme de 30 minutes de métabolisme, ce qui confère à ces derniers une plus grande valeur statistique.

1. *Principaux composés marqués après 10 minutes d'incorporation*

On constate, à l'examen du tableau 2, que plus de 80 p. cent du précurseur absorbé a déjà été métabolisé. Parmi les substances les plus marquées figurent la sérine libre (42,4 %, en moyenne, de la radioactivité totale des composés élaborés à partir du glycolate), la glycine libre (17,5 %), l'anhydride carbonique rejeté (12,6 %) et les composés glucidiques solubles (12,4 %). L'étude de la répartition de la radioactivité entre les différents organes montre qu'environ 40 p. cent du radiocarbone se situe dans les feuilles pour les variétés « GSZ 3 », « Wells », « Amsoy 71 » et « Hei-Long 3 »; ce taux s'élève à près de 50 p. cent dans les autres cas, ce qui confirme les résultats d'un travail antérieur (CALMÉS *et al.*, 1977*a*).

2. *Principaux composés marqués après 30 minutes d'incorporation*

95 à 99 p. cent du glycolate est désormais métabolisé (tabl. 3). Les proportions de ^{14}C contenu dans la sérine (en moyenne 32,9 %) et surtout la glycine (6,6 %) libres ont diminué par rapport aux valeurs trouvées après 10 minutes de métabolisme. En revanche, une part plus importante de radiocarbone est incorporée dans les glucides solubles et insolubles (23,8 %), la fraction protéique (8,1 %) et l'anhydride carbonique dégagé (17,9 %). Le marquage du malate est également légèrement supérieur alors que celui des autres acides organiques, glycérate, citrate, fumarate et malonate, reste peu élevé. Enfin, parmi les acides aminés libres, glycine et sérine exceptées, quelques composés présentent une faible radioactivité qui varie assez peu en fonction du temps : citons, par ordre d'importance décroissante, l'α-alanine, l'aspartate, le γ-aminobutyrate...

3. — *Principales différences variétales observées dans le déroulement du métabolisme photorespiratoire*

L'étude comparative du marquage des principaux métabolites fait apparaître quelques différences entre les variétés retenues.

1. *Glycolate*

La vitesse avec laquelle s'effectue l'oxydation du glycolate, dans le peroxysome est illustrée par le tableau 2. Chez « Vniimk 1 » et « Hodgson », la proportion de

TABLEAU 2

Glycolate métabolisé (en p. cent du glycolate absorbé) et radioactivité retrouvée dans le CO_2 et les métabolites solubles et insolubles, 10 minutes après l'absorption de glycolate-1-^{14}C (résultats en p. cent de la radioactivité totale des métabolites formés). Moyenne de deux essais

Variétés	Glycolate métabolisé	CO_2	Métabolites solubles							Métabolites insolubles		
			Glycine	Sérine	Autres acides aminés	Glycérate	Malate	Autres acides organiques	Glucides	Protéines		Glucides
										Glycine	Sérine	
« Swift »	89,7	11,2	16,2	45,3	3,2	3,8	2,5	1,0	11,6	3,9	0,4	0,9
« Hodgson »	95,1	14,8	5,8	38,5	6,2	3,8	2,2	1,1	16,7	7,7	1,5	1,7
« Giessen 57/66 » . .	89,2	11,8	11,9	45,1	2,7	3,9	1,9	1,1	15,8	4,5	0,5	0,8
« GSZ 3 »	86,0	7,4	21,5	42,5	5,3	3,5	1,6	1,1	13,5	2,8	0,3	0,5
« Vniimk 1 »	92,3	16,7	13,9	38,2	3,2	4,0	2,1	0,7	15,0	4,5	0,7	1,0
« Amsoy 71 » . . .	83,5	5,5	21,6	50,0	3,0	1,9	0,7	0,6	10,5	4,8	0,3	1,1
« Hei-Long 3 » . . .	81,0	15,4	18,6	42,7	1,5	4,2	2,1	1,2	8,4	4,6	0,4	0,9
« Adepta »	90,0	18,0	17,8	44,4	1,6	2,0	1,5	0,7	9,7	3,3	0,4	0,6
« Wells »	87,4	13,0	30,5	35,3	2,5	2,1	1,1	0,9	10,3	3,5	0,2	0,6

TABLEAU 3

Glycolate métabolisé (en p. cent du glycolate absorbé) et radioactivité retrouvée dans le CO_2 et les métabolites solubles et insolubles, 30 minutes après l'absorption de glycolate-1-^{14}C (résultats en p. cent de la radioactivité totale des métabolites formés). Moyenne de deux essais

Variétés	Glycolate métabolisé	CO_2	Métabolites solubles							Métabolites insolubles		
			Glycine	Sérine	Autres acides aminés	Glycérate	Malate	Autres acides organiques	Glucides	Protéines		Glucides
										Glycine	Sérine	
« Swift »	98,5	12,5	7,4	44,5	3,8	1,2	2,7	1,9	14,5	6,1	1,2	4,2
« Hodgson »	99,4	14,9	4,4	31,4	6,3	1,3	3,5	1,8	18,4	9,6	2,6	5,8
« Giessen 57/66 » . .	97,1	17,0	7,1	33,2	2,7	1,2	4,4	1,7	20,9	6,4	1,5	3,9
« GSZ 3 »	98,3	17,0	6,3	34,7	4,2	1,8	3,1	1,4	21,5	5,4	1,4	3,2
« Vniimk 1 »	98,1	17,7	5,0	27,8	5,9	1,2	2,5	1,4	25,5	6,2	2,2	4,6
« Amsoy 71 »	99,0	17,8	8,1	31,4	4,8	0,9	3,2	1,5	22,9	5,0	1,0	3,4
« Hei-Long 3 » . . .	94,8	19,5	8,1	29,9	3,6	1,3	3,6	2,4	15,4	8,4	2,1	5,7
« Adepta »	97,7	22,4	5,4	37,7	2,5	1,7	2,7	1,8	17,1	4,5	1,1	3,1
« Wells »	98,7	22,6	8,0	25,8	4,8	1,5	3,0	1,8	19,8	6,7	1,8	4,2

précurseur non métabolisé après 10 minutes d'absorption est inférieure à 8 p. cent; elle oscille en revanche entre 13 et 19 p. cent pour « Wells », « GSZ 3 », « Amsoy 71 » et « Hei-Long 3 », ce qui témoigne d'un métabolisme un peu plus lent dans ces échantillons, alors que, avec environ 10 p. cent de précurseur non utilisé, « Adepta », « Swift » et « Giessen 57 /66 » occupent une position intermédiaire.

2. *Glycine*

Par transamination, le glyoxylate issu de l'oxydation du glycolate donne naissance à de la glycine. Cet aminoacide est, chez le Soja, très rapidement métabolisé : on note, en effet, une diminution moyenne de 60 p. cent de sa radioactivité dans la fraction soluble entre 10 et 30 minutes d'expérimentation. Toutefois, son mode d'utilisation présente des différences notables selon les variétés étudiées. Chez « Hodgson », sa participation à la protéogenèse est importante : le marquage de la glycine protéique correspond, après 30 minutes, à 10 p. cent environ du radiocarbone des composés élaborés à partie du glycolate ^{14}C. Vient ensuite « Hei-Long 3 » où cette intégration dans les protéines, assez lente au début, atteint 8,4 p. cent après 30 minutes. Les valeurs trouvées pour « Wells », « Giessen 57 /66 », « Vniimk 1 » et « Swift » peuvent être considérées comme moyennes tandis que, chez « GSZ 3 », « Amsoy 71 » et « Adepta », la radioactivité de la glycine protéique est plus faible.

3. *CO_2 rejeté*

Une part importante de la glycine, non utilisée pour la synthèse protéique, est transformée en sérine dans les mitochondries (Tolbert, 1971). Cette réaction s'accompagne normalement d'une décarboxylation d'où proviendrait la plus grande partie du CO_2 photorespiratoire; des travaux sont en cours à ce sujet, notamment en notre laboratoire.

L'émission de $^{14}CO_2$ diffère d'une variété à l'autre. Les variations observées durant les 10 premières minutes d'expérimentation, peuvent certes témoigner d'une différence d'activité métabolique, mais elles peuvent également résulter de vitesses inégales dans l'absorption du précurseur ou dans sa migration jusqu'aux cellules chlorophylliennes. Aussi il nous paraît préférable de ne retenir que les valeurs mesurées après 30 minutes d'incorporation, lorsque la quasi-totalité du glycolate absorbé a été métabolisée. Nous obtenons alors le classement proposé dans le tableau 3, depuis « Swift » qui n'a éliminé que 12,5 p. cent du radiocarbone sous forme d'anhydride carbonique, jusqu'à « Wells » qui en a perdu 22,6 p. cent. Ces valeurs constituent un bilan car une partie de l'anhydride carbonique libéré au cours du métabolisme du glycolate peut être refixée (Calmés *et al.*, 1977*b*).

4. *Sérine*

Après 10 minutes de métabolisme, la sérine libre marquée est très abondante : « Amsoy 71 » est la variété la plus riche avec 50 p. cent et « Wells » la plus pauvre avec 35 p. cent. La diminution de cette radioactivité au cours du temps est lente, surtout chez « Swift » où, après 30 minutes, il reste encore près de 45 p. cent de radiocarbone dans la sérine. Malgré son abondance dans la fraction soluble, la sérine marquée n'est intégrée que lentement dans les protéines : en effet, après 30 minutes de métabolisme, on trouve 2,6 p. cent du carbone 14 dans la sérine protéique chez « Hodgson » et seulement 1,1 p. cent chez « Adepta ».

5. *Glycérate*

Sa biogenèse, dans le peroxysome, résulte de la réduction de l'hydroxypyruvate, lui-même formé à partir de la sérine au cours de réactions de transamination. Le glycérate est ensuite rapidement utilisé, dans le chloroplaste, pour la biosynthèse des oses. Les différences observées entre les diverses variétés, au niveau du marquage du glycérate, ne paraissent pas significatives.

6. *Glucides*

Après 10 minutes d'incorporation de glycolate marqué, les variétés « Hodgson », « Giessen 57/66 » et « Vniimk 1 » ont déjà intégré plus de 15 p. cent du radiocarbone dans les composés glucidiques solubles, principalement dans le saccharose, le fructose et le glucose. Après 30 minutes la proportion atteint 18 p. cent pour « Hodgson », 21 p. cent pour « Giessen 57/66 » et dépasse 25 p. cent pour « Vniimk 1 »; le saccharose marqué est prépondérant. Chez « GSZ 3 », « Amsoy 71 » et « Wells », l'intégration du carbone 14 dans les glucides, quoique plus tardive, atteint des valeurs comparables à celles des variétés précédentes. Les trois dernières variétés, « Swift », « Hei-Long 3 » et « Adepta », sont celles qui incorporent le moins de radioactivité dans la fraction glucidique soluble : 14 p. cent chez « Swift », 15 p. cent chez « Hei-Long 3 » et 17 p. cent chez « Adepta » après 30 minutes de métabolisme.

Dans tous les cas, l'introduction de radiocarbone dans la fraction glucidique insoluble (amidon et glucides de structure) est assez lente. Elle correspond toutefois, pour les variétés « Hodgson » et « Hei-Long 3 », à près de 6 p. cent du ^{14}C métabolisé, tandis que les valeurs les plus faibles (environ 3 %) sont enregistrées chez « Adepta », « GSZ 3 » et « Amsoy 71 ».

Conclusions

Parmi les composés formés à partir du glycolate, deux groupes paraissent essentiels car ils traduisent soit une perte (rejet de CO_2), soit un gain de carbone (biosynthèse de composés glucidiques ou aminés).

Les expériences d'incorporation se déroulant à la lumière, ce gain de matière organique doit être considéré comme la somme de deux phénomènes : d'une part, l'utilisation du glycolate selon la voie proposée par TOLBERT (1971), d'autre part la refixation, par photosynthèse ou β-carboxylation, d'une partie de l'anhydride carbonique photorespiratoire (CALMÉS *et al.*, 1977 *b*).

Le tableau 4 permet de situer les différentes variétés par rapport à la moyenne des résultats obtenus pour l'ensemble. Son examen conduit à distinguer d'abord « Swift » et « Hodgson » qui, rejetant peu de CO_2, retiennent mieux le carbone du glycolate, la première spécialement sous forme d'acides aminés libres, la seconde sous forme de protéines et de glucides insolubles. Ces deux variétés semblent donc tirer le plus de profit du métabolisme photorespiratoire.

Viennent ensuite les variétés « Giessen 57/66 », « Vniimk 1 » et « Amsoy 71 » qui sont assez voisines entre elles; « GSZ 3 » et « Hei-Long 3 » leur sont comparables quant à la rétention du carbone du glycolate, mais leur croissance, dans nos conditions de culture, est moins rapide.

Enfin, les variétés « Adepta » et « Wells » sont celles qui rejettent la plus grande quantité de $^{14}CO_2$.

TABLEAU 4

Classement des variétés de Soja selon la radioactivité incorporée dans les principaux métabolites

	CO_2	Glucides solubles	Glucides insolubles	Fraction protéique	A. aminés libres	A. organiques
Valeur de la moyenne (p. cent)	17,9	19,6	4,2	8,1	43,9	6,3
Variétés au-dessus de la moyenne	Adepta Wells	Vniimk 1 Amsoy 71 GSZ 3	Hodgson Hei-Long 3 Vniimk 1	Hodgson Hei-Long 3	Swift	Giessen 57/66 Hei-Long 3
Variétés proches de la moyenne	Hei-Long 3 Amsoy 71 Vniimk 1 GSZ 3 Giessen 57/66	Giessen 57/66 Wells Hodgson	Swift Wells Giessen 57/66	Wells Vniimk 1 Giessen 57/66 Swift	Adepta GSZ 3 Amsoy 71 Giessen 57/66 Hodgson Hei-Long 3	Hodgson Wells GSZ 3 Adepta
Variétés au-dessous de la moyenne	Hodgson Swift	Adepta Hei-Long 3 Swift	Amsoy 71 GSZ 3 Adepta	GSZ 3 Amsoy 71 Adepta	Vniimk 1 Wells	Swift Amsoy 71 Vniimk 1

Ces résultats ont été obtenus à partir de plantes jeunes et ayant poussé en conditions contrôlées. Ils devraient être complétés par une expérimentation effectuée avec des végétaux cultivés en plein champ et portant sur des échantillons prélevés à différents stades de développement. L'ensemble de ces recherches contribuerait à la sélection de variétés de Soja susceptibles de conduire, dans le domaine agricole, à de meilleurs rendements.

Reçu pour publication en juin 1977.

Summary

Comparative study of photorespiratory metabolism in Soybean (Glycine max (L) Merr.) varieties

The aim of the present work was to determine if there are varietal differences in photorespiratory metabolism of Soybean. Nine cultivars were used for this study: « Swift », « Hodgson », « Wells », « Amsoy 71 », Giessen 57/66 », « Adepta », « GSZ 3 », « Vniimk 1 » and « Hei-Long 3 ». These varieties were selected, over a range of maturity groups, because of the interest they might present for Soybean cultivation in France.

Plants were grown in a controlled environment chamber, in sand subirrigated daily with synthetic liquid nutrient medium. Samples were harvested 18 days after seedling and micromolar quantities of 1-^{14}C glycolate were supplied to leafy shoots for 5, 10, 20 and 30 minutes, in the light. In each experiment, labelling of evolved carbon dioxide was determined. Plant material was extracted successively by boiling and cold water; after separation and analysis of each fraction by ion exchange and paper chromatography, the distribution of ^{14}C into free and proteic aminoacids, organic acids and sugars was studied.

After 5 and 10 minutes of glycolate metabolism, free glycine and serine were the most heavily labelled products. As the time of feeding was extended to 30 minutes, radioactivity of the free aminoacid fraction decreased, whereas labelling of evolved carbon dioxide, glucidic compounds (mainly sucrose) and proteic glycine and serine increased. Small amounts of ^{14}C-labelled malate and glycerate were also detected. These data, which show that glycolic acid is rapidly metabolised by Soybean leafy shoots, are consistent with the standard scheme of the photorespiratory glycolate pathway.

Relative ^{14}C distribution in various metabolites, expressed as a percentage of the total ^{14}C incorporated, differed with varieties. Two cultivars, « Swift » and « Hodgson », were the most efficient for incorporation of glycolate carbon into organic compounds. In « Swift », glycolate utilization led essentially to free glycine and serine biosynthesis whereas, in « Hodgson », sugars and protein labelling was of major importance. Highest carbon loss was detected in cultivars « Adepta » and « Wells », which evolved the greatest amount of $^{14}CO_2$.

Decreasing the efflux of photorespiratory carbon dioxide should increase net photosynthesis. Attempts are now being made to obtain greater plant yields. In this way, the detection of more efficient varieties may contribute to the success of this type of research.

Références bibliographiques

BLANCHET R., 1975. Possibilité d'adaptation du Soja en France et perspectives d'avenir. *Bull. techn. Inform.* (Ministère de l'Agriculture), n° 298, 213-222.

BRAY G. A., 1960. A simple efficient liquid scintillator for counting aqueous solutions in a liquid scintillation counter. *Anal. Biochem.*, **1**, 279-285.

BOULANGER P., BISERTE G., 1950. La chromatographie de partage. *C.R. Ann. Biochim. Med.*, 11e sér., 53-121.

CALMÉS J., LATCHÉ J. C., VIALA G., CAVALIÉ G., 1977*a*. Métabolisme du glycolate-1-14C et biosynthèse de la sérine chez le Soja. *Plant Sci. Letters*, **9**, 239-246.

CALMÉS J., VIALA G., ABRAVANEL G., LATCHÉ J. C., 1977*b*. Utilisation du glycolate à la lumière et à l'obscurité par la feuille de Soja (*Glycine max* (L.) Merr.). *C.R. Acad. Sci. Paris* (sous presse).

CALMÉS J., VIALA G., CAVALIÉ G., 1976. Métabolisme du glycolate dans la feuille de Vigne vierge *in situ*. *Physiol. vég.*, **14**, 487-497.

CHOLLET R., OGREN W. L., 1975. Regulation of photorespiration in C_3 and C_4 species. *Bot. Rev.*, **41**, 137-179.

DORNHOFF G. M., SCHIBLES R. M., 1970. Varietal difference in net photosynthesis of soybean leaves. *Crop Sci.*, **10**, 42-45.

DREGER R. H., BRUN W. A., COOPER R. L., 1969. The effect of genotypes on the photosynthetic rate of soybean (*Glycine max* (L) Merr), *Crop Sci.*, **9**, 429-431.

DUNCOMBE W. G., RISING T. J., 1969. Scintillation counting of $^{14}CO_2$ from *in vitro* systems: a comparison of some trapping agents. *Anal. Biochem.*, **30**, 275-278.

JOLIVET E., 1976. Les voies de la photosynthèse et la productivité. *La Recherche*, nº 69, 668-671.

MORARD P., LACOMBE J. P., GARCIA M., BERDUCOU J., 1974. Étude de la nutrition potassique du Sorgho. Relations entre les teneurs en cations et la composition en acides organiques des feuilles. *Soil Sci. Plant Anal.*, **5**, 461-473.

MOYSE A., 1976. Les types métaboliques des plantes : C_4 et CAM. Comparaison avec les plantes C_3. *Physiol. vég.*, **14**, 533-550.

TOLBERT N. E., 1971. Microbodies, peroxisomes and glyoxysomes. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, **22**, 45-74.

ZELITCH I., 1971. *Photosynthesis, photorespiration and Plant productivity*, Acad. Press, New-York and London, 347 pp.

Ann. Amélior. Plantes, 1977, **28** (1), 89-111.

Influence des sommes de température sur la floraison et la maturité du Maïs

D. BLOC et J.-P. GOUET

A.G.P.M.-I.T.C.F. Ferme I.T.C.F.,
91920 Boigneville

Résumé

De 1971 à 1975, des essais ont été réalisés dans une douzaine de lieux situés dans des régions climatiques françaises très différentes et cinq hybrides ont été expérimentés.

Sur chaque essai, 5 à 6 dates de récolte ont été effectuées. A chaque date, on a mesuré la teneur en matière sèche dans la plante entière et dans l'épi, la teneur en eau du grain et le poids de 1 000 graines.

La somme de température depuis le semis jusqu'à la floraison a été calculée. On a également calculé les coefficients de corrélation entre les différentes variables mesurées à chaque date et la somme de température depuis la floraison femelle.

La détermination de la date de floraison par la méthode des sommes de température n'est pas parfaite mais elle est supérieure à celle basée sur le nombre de jours. Réalisé, après la floraison femelle et en tenant compte d'un seuil de 6 °C, le calcul nous montre qu'il existe une bonne relation entre la somme de température et l'évolution des différentes variables étudiées.

Le calcul des courbes de régression nous donne les sommes de température nécessaires pour les différents hybrides. Les hybrides dentés, cornés ou cornés-dentés n'ont pas exactement la même évolution mais leur précocité est avant tout déterminée par leur date de floraison.

Introduction

L'influence de la température sur la croissance et le développement des plantes est tellement évidente que depuis plus de 200 ans, on a cherché à l'utiliser pour expliquer ces deux caractères fondamentaux.

Les applications de ce principe sont nombreuses : la prévision des différents stades végétatifs du Maïs à partir d'un facteur climatique facilement mesurable permettrait d'améliorer le calendrier des semis, des travaux culturaux (irrigation) et des récoltes. Elle donnerait également la possibilité, à partir des relevés climatiques effectués depuis de nombreuses années, de définir pour une région les limites de la culture.

Dès 1735, peu de temps après avoir inventé le thermomètre, REAUMUR posait les bases de la notion des sommes de température. LEHENBAUER (1914) étudiant la vitesse de croissance chez le Maïs en fonction de la température, démontrait que sa croissance débutait aux environs de 5 à 6 °C mais restait très lente jusqu'à 10 °C et que la croissance optimale était obtenue à une température de 30 °C. ANDREW *et al.* (1956) utilisaient des cumuls de température pour comparer les stades de maturité de deux maïs hybrides.

GILMORE et ROGERS (1958) dans une étude sur quinze méthodes de calcul de sommes de température démontraient que l'on obtenait une bonne prédiction de la date de la floraison par la méthode des sommes de température (température moyenne journalière limitée à 10 °C) et que les meilleurs résultats étaient obtenus en limitant les températures maximales journalières à 30 °C et les températures minimales journalières à 10 °C.

En 1963, BROWN proposait un système plus complexe en utilisant une formule du 2e degré pour ajuster les températures élevées. C'est ce système qui a été adopté dans la Province de l'Ontario au Canada en 1970 pour déterminer les limites géographiques de culture du Maïs et classer les différents hybrides.

ASPIAZU (1971) vérifiait la valeur de ces différentes méthodes et ses conclusions montraient que la formule de BROWN semblait bien adaptée aux conditions climatiques de l'IOWA aux États-Unis.

En 1972, CROSS et ZUBER comparaient 22 méthodes différentes de cumuls de température pour déterminer la date de floraison du Maïs. Ils retrouvaient les résultats obtenus par GILMORE et ROGERS et observaient une légère amélioration des calculs de prédiction lorsque les températures maximales au dessus de 30 °C étaient comptées de façon dépressive.

MEDERSKI *et al.* (1973) reprenaient ces études et montraient que toutes les méthodes testées jusqu'à maintenant se montraient très voisines.

Jusqu'en 1970, en France, la prévision des différents stades de végétation chez le Maïs (date de floraison, date de récolte) était basée sur le nombre de jours écoulés soit depuis le semis, soit depuis la floraison femelle. Cette méthode se trouvait bien souvent prise en défaut selon le type climatique d'année rencontrée.

Déjà, bien avant 1970, des essais (CAUDERON, 1958) montraient qu'une des moins mauvaises mesures extérieures simples, liée à l'évolution d'un Maïs, était la somme de température. Des essais ont donc été entrepris dès 1971. Au bout de deux années, très différentes l'une de l'autre sur le plan climatique, nous pouvions vérifier que la date de floraison et l'évolution de la teneur en matière sèche dans la plante entière et dans le grain dépendaient avant tout de la somme de température reçue par la plante.

Le but de cette étude est donc d'une part de préciser ces différentes relations pour des variétés de précocités différentes et d'autre part de voir si une même relation peut être appliquée à des régions climatiques différentes.

Matériel et méthodes

1. — *Dispositif expérimental*

De 1971 à 1975, une dizaine d'essais ont été implantés chaque année dans des situations climatiques et géographiques très diverses (Nord, Bassin parisien, Ouest, Sud Ouest, Est et Sud-Est de la France.

Le dispositif expérimental employé était un split-plot à 6 blocs; il comprenait 3 variétés et pour chacune d'entre elles on a effectué six dates de récolte à intervalle de dix jours, la première étant réalisée en moyenne 30 jours après la floraison femelle.

La variété « INRA 260 » était commune à tous les essais, les deux autres variétés ont été choisies en fonction de la situation climatique de l'essai.

Chaque variété a été semée à sa densité appropriée (tabl. 1).

TABLEAU I

Caractéristiques des variétés expérimentées

Situation des essais	Caractéristiques des variétés expérimentées				Densités de semis (pieds/ha)
	Nom de l'hybride	Indice de précocité	Type d'hybride	Texture du grain	
Bretagne	« Cargill P. 170 »	170	trois voies	corné	90 000
Haute Normandie					
Picardie.					
Région Parisienne	« LG 11 »	270	trois voies	corné-denté	90 000
Pays de Loire .	« INRA 260 »	300	trois voies	corné-denté	80 000
Rhône Alpes . .					
Auvergne					
Rhône Alpes . .	« INRA 260 »	300	trois voies	corné-denté	80 000
	« INRA 508 »	500	simple	denté	65 000
Aquitaine	« Dekalb XL 24 »	510	simple	denté	65 000

2. — *Mesures*

a) *Les dates de semis* ont été relevées.

b) *Les dates de floraison femelle* (stade où 50 % des épis portent des soies visibles) ont été enregistrées pour chacune des variétés.

c) *La récolte* a été effectuée de la manière suivante : une parcelle élémentaire « date de récolte » était constituée de 2 rangs de 5 m de long. Le premier rang jouant le rôle de bordure, seul le deuxième rang a été récolté. A chaque date de récolte on a déterminé :

— la production en matière sèche de la plante entière,
— la teneur en matière sèche dans la plante entière, dans les épis complets (rafles + grains + spathes + pédoncules) et dans l'ensemble des tiges + feuilles.

A partir de la troisième récolte, on a mesuré :

— la teneur en eau des grains,
— après séchage des épis au conditionneur, le rendement en grain et le poids de 1 000 graines (ramenés à 15 % d'humidité).

d) *Le nombre de jours* entre les différentes phases de végétation (semis — floraison et floraison — récolte) a été enregistré.

e) *Les températures :* en chacun des lieux d'essais, on a enregistré les températures minimales et maximales journalières, depuis le semis jusqu'à la dernière date de récolte. Ces relevés nous ont permis de calculer des sommes de température basées sur le cumul des températures moyennes journalières, soit depuis le semis, soit depuis la floraison femelle. La température moyenne journalière s'obtient en faisant la moyenne arithmétique des températures maximales et minimales journalières.

Cependant, notre système de mesure des températures en degrés centigrades est un système conventionnel où le point 0 °C ne correspond pas avec le point « zéro de végétation » du Maïs. On a donc cherché à définir ce point « zéro » en rapportant la température moyenne journalière à une température de seuil (température au-dessous de laquelle le Maïs n'évolue pas).

D'après CAUDERON (1958), la meilleure estimation de la maturité est obtenue avec les sommes de températures au dessus de + 6 ou + 7 °C.

Nous avons donc étudié différents seuils possibles (0, 4, 6, 8, 10, 12 °C).

— Si To est la température de seuil,
— Si Tn est la température minimale journalière,
— Si Tx est la température maximale journalière,

la température moyenne journalière au seuil To s'écrit :

$$Tm = \frac{(Tn + Tx)}{2} - To$$

Toute température moyenne inférieure à la température de seuil est éliminée :

$$\text{Si} \quad \frac{Tn + Tx}{2} \leqslant To, \quad \text{on admet que} \quad Tm = 0$$

Après deux années d'expérience, sur la variété « INRA 260 », nous avions constaté que dans les zones du Sud Ouest et du Sud Est de la France, malgré les températures élevées reçues par la plante, le cycle végétatif du Maïs n'était pas plus court que dans les zones à climat plus tempéré. Nous avons donc essayé d'améliorer la méthode en fixant une limite supérieure aux températures moyennes journalières, ou bien en donnant une limite inférieure (ou supérieure) aux températures minimales (ou maximales) journalières (tabl. 2).

Les méthodes suivantes ont donc été testées :

— *Méthode 1 :* méthode décrite précédemment, toute température moyenne journalière inférieure à la température de seuil est éliminée.

— *Méthode 2 :* dite « américaine », la température minimale journalière est limitée à 10 °C. Si la température maximale journalière est supérieure à 30 °C, tout degré supérieur à cette température est déduit de la limite maximale retenue (30 °C).

— *Méthode 3 :* les températures moyennes journalières sont limitées à un certain « plafond » (18, 20, 22 et 24 °C ont été testés).

— *Méthode 4 :* toute température moyenne journalière au-dessus d'un

TABLEAU 2

TABLEAU 2

Méthodes utilisées dans le calcul des sommes de température

Thème	Méthodes	Définitions
Recherche de la température de seuil	1. $T = \sum_{i}^{n} \frac{TiN + TiX}{2} - To$ $= \sum_{i}^{n} TiM - To$	To = température de seuil (0, 4, 6, 7, 8, 10 et 12 °C ont été testées) TiX = température maximale pour jour i (°C) TiN = température minimale pour jour i (°C) TiM = température moyenne pour jour i (°C) $TiM = \frac{TiN + TiX}{2}$ $TiM = \frac{TiN + TiX}{2}$ si $\frac{TiN + TiX}{2} > To$ $TiM = To$ si $\frac{TiN + TiX}{2} \leqslant To$
	2. Méthode américaine (2) 2. $T = \sum_{i}^{n} \frac{TiN' + TiX'}{2} - T10$	$TiX' = TiX$ si $TiX < 30$ $TiX' = 30 - (TiX - 30)$ si $TiX \geqslant 30$ $TiN' = TiN$ si $TiN > 10$ $TiN' = 10$ si $TiN \leqslant 10$ $T10$ = température de seuil = 10
Effet des hautes températures	3. Limitation des températures moyennes à un certain plafond 3. $T = \sum_{i}^{n} TiM' - To$	TMo = température « plafond » (18, 20, 22, 24 °C ont été testées) $TiM' = To$ si $\frac{TiN + TiX}{2} \leqslant To$ $TiM' = \frac{TiN + TiX}{2}$ si $To < \frac{TiN + TiX}{2} < TMo$ $TiM' = TMo$ si $\frac{TiN + TiX}{2} \geqslant TMo$
	4. Effet dépressif des températures moyennes au-dessus d'un certain plafond 4. $T = \sum_{i}^{n} TiM'' - To$	$TiM'' = To$ si $\frac{TiN + TiX}{2} \leqslant To$ $TiM'' = \frac{TiN + TiX}{2}$ si $To < \frac{TiN + TiX}{2} < TMo$ $TiM'' = TMo - \left(\frac{TiN + TiX}{2} - TMo\right)$ si $\frac{TiN + TiX}{2} \geqslant TMo$
	5. Limitation des températures maximales à 30 °C 5. $T = \sum^{n} \frac{TiN + TiX''}{2} - To$	$TiX'' = TiX$ si $TiX < 30$ $TiX'' = 30$ si $TiX \geqslant 30$

(2) Méthode testée uniquement de *1971 à 1974* et *sur la période floraison-maturation.*

certain plafond est soustraite du plafond retenu (températures « plafond » testées 18, 20, 22 et 24 °C).

— *Méthode 5 :* la température maximale journalière si elle est supérieure à 30 °C est comptée égale à 30 °C.

Pour les méthodes 1, 3, 4 et 5, nous avons utilisé des températures de seuil de 0, 4, 6, 8, 10 et 12 °C; pour la méthode n° 2, seul le seuil 10 °C a été retenu.

Résultats

Toutes ces mesures nous ont donc permis de comparer les différentes méthodes basées sur le cumul des températures pour la détermination des différents stades de végétation du Maïs (stade floraison, stade 35 p. cent d'eau dans le grain, stade maturité physiologique). Cette comparaison faite, nous avons étudié de plus près les relations entre l'évolution des différents critères mesurés et la somme de température reçue par la plante depuis sa floraison.

1. — *Somme de température entre le semis et la floraison*

Pour chaque variété et chaque méthode de cumul de température [1], nous avons évalué la moyenne et l'écart-type des sommes obtenues. Cet écart-type exprimé en degrés-jours peut alors être transformé en « jours moyens » au moment de la floraison en le divisant par la différence entre la température moyenne à la fin de ce stade et le seuil choisi.

Exemple : Variété « LG 11 ».

Somme de température moyenne (base 6 °C) = 820 degrés-jours
(Pour 48 observations)
Écart-type en degré : 72,6 degrés-jours.

Si la température moyenne au moment de la floraison est de 18,9 °C; l'écart-type exprimé en « jours moyens » sera :

$$\frac{72{,}6}{18{,}9 - 6{,}0} = 5{,}63 \text{ jours}$$

De même, pour chacune des variétés, nous avons calculé le nombre moyen de jours entre le semis et la floraison ainsi que son écart-type. La meilleure méthode avec le seuil T*o* qui permet de déterminer la date de floraison femelle est celle qui présente le plus petit écart-type exprimé en « jours moyens ».

a) *Recherche de la température de seuil*

Pour les variétés précoces (« Cargill Primeur 170 », « LG 11 » et « INRA 260 »), la température de seuil semble se situer autour de 6 °C (tabl. 3). Nous retrouvons là les résultats que Brochet *et al.* (1975) ont obtenu à partir d'observations enregistrées dans les stations agronomiques de l'I.N.R.A. pendant 18 ans. Pour les

[1] Pour cette période, seules les méthodes 1, 3, 4 et 5 ont été testées.

TABLEAU 3

TABLEAU 3

Températures moyennes cumulées entre le semis et la floraison chez 3 variétés de maïs. Recherche de la température de seuil
(Méthode 1)

Variétés			Seuil de température (T*o*)						Nombre moyen de jours entre semis et floraison	Écart-type en jours
			0 °C	4 °C	6 °C	8 °C	10 °C	12 °C		
« Cargill Primeur 170 » (38 obs.) TM floraison = 18,9	Sommes de température. .		1 317	980	812	646	486	337	84,3	13,6
	Écart-type	en degrés . .	135,9	89,3	72,7	64,7	64,4	58,8		
		en jours . .	7,19	5,99	*5,63*	5,93	7,23	8,52		
« LG 11 » (48 obs.) TM floraison = 18,3	Sommes de température. .		1 334	991	820	651	488	338	85,9	12,9
	Écart-type	en degrés . .	128,1	83,3	67,5	59,4	58,9	59,8		
		en jours . .	6,99	5,82	*5,48*	5,76	7,09	9,48		
« INRA 260 » (46 obs.) TM floraison = 19,1	Sommes de température. .		1 368	1 025	854	685	520	366	85,2	14,3
	Écart-type	en degrés . .	160,6	107,6	86,2	71,8	65,6	63,6		
		en jours . .	8,40	7,12	6,57	*6,46*	7,21	8,96		
« INRA 508 » (8 obs.) TM floraison = 20,4	Sommes de température. .		1 523	1 177	1 004	832	660	493	86,4	7,3
	Écart-type	en degrés . .	122,4	94,8	82,2	70,8	61,0	51,7		
		en jours . .	6,00	5,78	5,71	*5,71*	5,86	6,15		
« Dekalb XL 24 » (6 obs.) TM floraison = 19,1	Sommes de température. .		1 520	1 175	1 003	831	659	491	86,2	6,6
	Écart-type	en degrés . .	115,4	92,4	82,4	73,6	65,5	57,0		
		en jours . .	6,04	6,12	6,29	6,63	7,19	8,03		

Écart-type exprimé en jours $= \frac{\text{écart-type exprimé en degrés}}{\text{TM} - \text{T}o}$

TM = température moyenne à la floraison; T*o* = température de seuil.

TABLEAU 4

Effet des températures élevées — Comparaison des écarts-types obtenus à partir des différentes méthodes de calcul — seuil de température To = 6 °C

Méthodes	Variétés									
	« Cargill Primeur 170 » (38 obs.)		« LG 11 » (48 obs.)		« INRA 260 » (46 obs.)		« INRA 508 » (8 obs.)		« Dekalb XL 24 » (6 obs.)	
	Écart-type en degrés	Écart-type en jours	Écart-type en degrés	Écart-type en jours	Écart-type en degrés	Écart-type en jours	Écart-type en degrés	Écart-type en jours	Écart-type en degrés	Écart-type en jours
Méthode 1	72,7	5,63	67,5	5,48	86,2	6,57	82,2	5,69	82,4	6,29
Méthode 3										
Plafonnement avec :										
TM*o* = 18	71,0	6,94	65,8	5,93	85,4	7,62	66,3	5,65	65,5	5,54
TM*o* = 20	71,5	5,86	66,1	5,54	85,8	6,97	74,1	5,73	73,0	5,82
TM*o* = 22	72,0	5,71	66,7	5,46	85,9	5,66	79,3	5,77	78,5	6,05
TM*o* = 24	72,3	5,69	66,8	5,43	85,7	6,54	81,4	5,70	82,0	6,26
Méthode 4										
Effet dépressif avec :										
TM*o* = 18	78,9	7,96	74,6	7,69	93,3	10,03	61,0	6,77	56,3	5,52
TM*o* = 20	72,6	6,31	67,5	5,92	87,7	7,63	70,6	6,22	68,0	5,66
TM*o* = 22	72,0	5,81	66,8	5,57	86,5	6,81	77,8	5,98	76,0	5,93
TM*o* = 24	72,0	5,62	66,5	5,49	85,7	6,59	80,7	5,73	81,7	6,24
Méthode 5										
Avec température maximale plafonnée à 30 °C	71,8	5,61	67,2	5,50	85,6	6,58	81,1	5,74	84,4	6,45

TM*o* = température moyenne « plafond ».

variétés plus tardives (« INRA 508 » et « Dekalb XL 24 »), le nombre des observations étant plus faible, il est nécessaire de rester prudent dans l'interprétation des résultats. On observe cependant peu de différences jusqu'au seuil 8 °C. Ceci peut s'expliquer par le fait que pour ces zones favorables, et pour cette période semis-floraison, les températures moyennes sont rarement inférieures à 8 °C.

b) *Comparaison des différentes méthodes*

L'élimination des températures élevées n'améliore pas sensiblement les résultats pour les variétés précoces.

Pour les variétés tardives, malgré un nombre faible d'observations, cette élimination semble améliorer très légèrement les résultats (tabl. 4).

c) *Besoins en température pour la période semis-floraison*

Le tableau 3 nous donne les besoins moyens en température pour différentes variétés de Maïs. Ainsi, pour la variété « LG 11 », la somme de température moyenne en base 6 °C entre le semis et la floraison est de 820 degrés-jours avec une précision de ± 11 jours (2 fois l'écart-type). A la lecture de ce tableau, on peut vérifier que la méthode des sommes de température se montre en moyenne deux fois plus précise que la méthode fondée sur le nombre de jours; en effet, pour cette même variété, la durée moyenne de la période semis-floraison est de 84 jours avec une précision de ± 26 jours.

Si la méthode des sommes de température se montre plus précise que la méthode basée sur le nombre de jours, elle n'est cependant pas parfaite. En effet, d'autres facteurs peuvent intervenir :

— Une erreur au niveau du travail du sol ou bien un accident en cours de végétation peuvent ralentir le développement de la plante et retarder sa date de floraison. En 1974, dans un essai, on a pu observer qu'une intoxication ammoniacale avait retardé la date de floraison du Maïs de 5 jours.

— L'humidité du sol au moment du semis peut jouer un rôle non négligeable.

— Enfin, de nombreux travaux (DUNCAN *et al.*, 1973) ont montré que le développement du Maïs du semis au stade 5-6 feuilles dépend avant tout de la température du sol : tant que le point végétatif est localisé au niveau du sol, le développement de la plante dépend de sa capacité de réchauffement. Par la suite, après le stade 5 à 6 feuilles, son développement est plus étroitement lié à la température de l'air ambiant.

Les valeurs données par le tableau 3 ne sont donc que des valeurs moyennes. Les besoins exacts en température selon les types de sols restent à définir.

2. — *Influence de la somme de température sur l'évolution des critères déterminant la maturité*

Nous avons retenu les quatre variables suivantes : teneur en matière sèche dans la plante entière et dans l'épi complet, teneur en eau du grain et poids de 1 000 graines.

Pour chacune des variétés, nous avons étudié les relations existant entre ces différentes variables et les sommes de température calculées depuis la floraison femelle selon différentes méthodes et avec différents seuils. Le choix du type de régression a été fait après positionnement des points sur un graphique.

TABLEAU 5

Coefficients de corrélation entre les sommes de température, le nombre de jours calculés depuis la floraison femelle et les différentes variables (de 1971 à 1974)

Variables	Variétés	Nombre d'observations	Corrélation avec le nombre de jours	Corrélation avec les sommes de température							
				Méthode 1 calculée à différents seuils (T*o*)							Méthode n° 2 au seuil
				0 °C	4 °C	6 °C	7 °C	8 °C	10 °C	12 °C	T*o* = 10 °C
Teneur en matière sèche dans la plante entière (p. cent) (*)	« Gargill P. 170 » .	196	0,640	0,917	*0,947*	0,946	0,938	0,924	0,880	0,821	0,942
	« LG 11 »	207	0,612	0,905	0,941	*0,945*	0,939	0,928	0,889	0,834	0,944
	« INRA 260 » . .	228	0,691	0,923	0,944	*0,944*	0,939	0,929	0,896	0,850	0,942
	« INRA 508 » . .	44	0,823	0,944	0,950	0,942	0,932	0,917	0,862	0,774	0,937
	« Dekalb XL 24 » .	38	0,789	0,952	0,970	*0,971*	0,964	0,955	0,911	0,833	0,964
Teneur en matière sèche dans l'épi complet (p. cent) (*)	« Cargill P. 170 » .	196	0,588	0,889	0,930	*0,937*	0,934	0,926	0,894	0,844	0,930
	« LG 11 ».	207	0,602	0,902	0,942	*0,948*	0,944	0,935	0,902	0,851	0,940
	« INRA 260 » . .	228	0,654	0,914	0,944	*0,950*	0,948	0,942	0,916	0,874	0,948
	« INRA 508 » . .	44	0,821	0,962	0,974	0,971	0,965	0,950	0,901	0,818	0,963
	« Dekalb XL 24 » .	38	0,767	0,949	0,974	*0,980*	0,977	0,971	0,936	0,864	0,978
Poids de 1 000 graines en g (à 15 p. cent d'humidité) (**)	« Cargill P. 170 » .	138	0,720	0,862	0,904	*0,923*	*0,925*	0,918	0,864	0,767	0,921
	« LG 11 ».	171	0,734	0,878	0,921	0,938	*0,940*	0,933	0,880	0,789	0,932
	« INRA 260 » . .	222	0,743	0,886	0,916	*0,924*	0,922	0,914	0,874	0,806	0,916
	« INRA 508 » . .	49	0,708	0,864	0,914	0,938	*0,944*	0,941	0,884	0,772	0,935
	« Dekalb XL 24 » .	43	0,657	0,829	0,886	0,918	0,930	*0,936*	0,896	0,796	0,918
Teneur en eau du grain (p. cent) (***)	« Cargill P. 170 » .	149	0,850	0,962	0,979	*0,981*	0,976	0,963	0,901	0,794	0,980
	« LG 11 ».	176	0,830	0,943	0,963	*0,967*	0,964	0,955	0,903	0,806	0,964
	« INRA 260 » . .	238	0,804	0,927	0,950	0,960	*0,962*	0,960	0,932	0,867	0,954
	« INRA 508 » . .	49	0,816	0,945	0,966	*0,966*	0,959	0,938	0,854	0,717	0,961
	« Dekalb XL 24 » .	43	0,803	0,937	0,963	*0,967*	0,959	0,947	0,874	0,738	0,966

(*) Coefficients de corrélation (modèle : $y = a + bx$).
(**) Coefficients de corrélation (modèle : $y = a + bx + cx^2$).
(***) Coefficients de corrélation $\left(\text{modèle : } y = a + \frac{b}{x}\right)$.

Méthode n° 1 = somme $\left[\frac{TX + TN}{2}\right] - To$; *Méthode n° 2* = somme $\left[\frac{TX' + TN'}{2}\right] - 10$ si TN′ inf. 10 °C : TN′ = 10 °C. si TX′ sup. 30 °C : TX′ = 30 — (TX′ — 30).

La méthode à retenir est celle qui présente pour les différentes variables les coefficients de corrélation les plus élevés (valeurs en italiques dans les tabl. 5 et 6).

a) *Détermination de la température de seuil*

Le seuil à utiliser pour la méthode n° 1 employée par la Météorologie Nationale semble se situer autour de 6 °C (tabl. 5). A titre indicatif, on peut vérifier également que, dans tous les cas, la méthode des sommes de température se montre très supérieure à la méthode basée sur le nombre de jours (voir en annexe fig. 3, 4, 5 et 6).

b) *Comparaison des différentes méthodes*

Lorsqu'on utilise la méthode n° 2, au seuil 10 °C (température minimale limitée à 10 °C et action dépressive des températures maximales supérieures à 30 °C), on n'observe aucune amélioration des coefficients de corrélation. Cette méthode, utilisée aux États-Unis, ne se montre pas supérieure à celle utilisée actuellement par la Météorologie nationale. Sur le plan pratique, cette dernière est d'un emploi beaucoup plus simple.

Nous avons ensuite étudié, pour la base 6 °C, l'effet des températures élevées (plafonnement ou effet dépressif des températures moyennes supérieures à 18, 20, 22, 24 °C, plafonnement à 30 °C des températures maximales). L'élimination de ces températures élevées ne change pratiquement rien pour les variétés précoces, On observe une très légère amélioration des coefficients de corrélation pour les variétés « INRA 508 » et « Dekalb XL 24 », cultivées dans des zones plus chaudes; elles restent cependant négligeables (tabl. 6).

c) *Relation entre la somme de température en base 6 °C et les différents critères retenus*

Les variations rencontrées entre les différentes méthodes sont donc très faibles. Seule la méthode 1 a été retenue pour la suite de l'étude (somme de température en base 6 °C sans élimination des températures élevées).

— Équation des courbes de régression :

Le tableau 7 donne les équations des courbes de régression pour chacun des différents critères et pour chacune des variétés. Ces courbes nous donnent les besoins moyens en température pour les différentes variétés de maïs à partir de la floraison femelle et ceci pour différents stades de développement (tabl. 8).

L'étude du tableau 8 et des différentes figures nous permet de tirer les conclusions suivantes :

1) La précocité des variétés actuelles semble être avant tout déterminée par la date de floraison. On observe cependant quelques écarts entre les différentes variétés pour la période floraison-maturation. Ainsi, l'écart entre les variétés « Cargill Primeur 170 » et « LG 11 » est de 100 degrés-jours pour atteindre une teneur en eau dans le grain de 38 p. cent. Cependant, la migration des réserves se poursuit aussi longtemps pour les deux variétés. Il y a sans doute là influence du caractère corné mais aussi des attaques de Fusarium : de nombreux résultats (Gay, 1976) montrent en effet qu'une attaque de Fusarium fait baisser la teneur en eau du grain et ralentit les migrations vers le grain; or, on sait que « Cargill Primeur 170 » se montre assez sensible à ces attaques.

On peut également vérifier que les variétés cornées-dentées (« LG 11 » et « INRA 260 ») et dentées (« Dekalb XL 24 » et « INRA 508 ») se comportent de

TABLEAU 6

Coefficients de corrélation multiple entre les sommes de température, calculées avec To = 6 °C, depuis la floraison femelle et l'humidité du grain (1971 à 1975). Effet des températures élevées

To = température de seuil = 6 °C
TMo = température moyenne « plafond »
TiX = température maximale pour jour *i*.

		« Cargill P. 170 » (1) (172 obs.)	« LG 11 » (1) (200 obs.)	« INRA 260 » (2) (267 obs.)	« INRA 508 » (3) (55 obs.)	« Dekalb XL 24 » (3) (43 obs.)
Méthode 1 avec To = 6 °C		0,981	*0,968*	*0,961*	0,966	0,967
Méthode 3 avec To = 6 °C	TMo = 18 °C	0,969	0,945	0,944	0,950	0,942
	TMo = 20 °C	0,981	0,961	0,958	0,964	0,965
	TMo = 22 °C	*0,983*	0,967	0,961	*0,967*	*0,969*
	TMo = 24 °C	0,982	*0,968*	*0,961*	*0,967*	0,968
Méthode 4 avec To = 6 °C	TMo = 18 °C	0,875	0,841	0,851	0,876	0,847
	TMo = 20 °C	0,962	0,934	0,939	0,946	0,944
	TMo = 22 °C	0,982	0,962	0,959	0,965	0,968
	TMo = 24 °C	0,982	*0,968*	*0,961*	*0,967*	*0,969*
Méthode 5 avec To = 6 °C	TiX'' $\leqslant$ 30 °C	0,981	0,965	0,961	0,966	0,968

(1) Cultivées uniquement en zone Nord.
(2) Cultivées dans tous les lieux.
(3) Cultivées uniquement en zone Sud.

TABLEAU 7

Équations des courbes de régression

x = somme de température en base 6 °C depuis la floraison
y = critère retenu

	Nombre d'observations	Équations	Coefficients de corrélation
Teneur en matière sèche dans la plante entière en p. cent :			
(y_1) « Cargill Primeur 170 »	234	$y_1 = 3{,}453 + 0{,}0469\,x$	0,945
« LG 11 »	245	$y_1 = 5{,}331 + 0{,}0428\,x$	0,943
« INRA 260 »	252	$y_1 = 6{,}024 + 0{,}0371\,x$	0,945
« INRA 508 »	50	$y_1 = 5{,}180 + 0{,}0425\,x$	0,941
« Dekalb XL 24 »	38	$y_1 = 3{,}739 + 0{,}0444\,x$	0,971
Teneur en matière sèche dans l'épi complet en p. cent :			
(y_2) « Cargill Primeur 170 »	234	$y_2 = 2{,}352 + 0{,}0657\,x$	0,939
« LG 11 »	245	$y_2 = 2{,}240 + 0{,}0650\,x$	0,949
« INRA 260 »	252	$y_2 = 3{,}059 + 0{,}0589\,x$	0,952
« INRA 508 »	50	$y_2 = 6{,}807 + 0{,}0590\,x$	0,971
« Dekalb XL 24 »	38	$y_2 = 3{,}478 + 0{,}0625\,x$	0,980
Teneur en eau du grain en p. cent :			
(y_3) « Cargill Primeur 170 »	172	$y_3 = 6{,}851 + \frac{21\,317}{x}$	0,981
« LG 11 »	199	$y_3 = 9{,}404 + \frac{22\,361}{x}$	0,968
« INRA 260 »	267	$y_3 = 12{,}974 + \frac{19\,565}{x}$	0,961
« INRA 508 »	55	$y_3 = 6{,}164 + \frac{24\,033}{x}$	0,966
« Dekalb XL 24 »	43	$y_3 = 4{,}652 + \frac{25\,366}{x}$	0,967
Poids de 1 000 graines (à 15 % d'humidité) en g :			
(y_4) « Cargill Primeur 170 »	161	$y_4 = -271{,}169 + 1{,}274\,x - 0{,}00067\,x^2$	0,933
« LG 11 »	194	$y_4 = -326{,}319 + 1{,}363\,x - 0{,}00073\,x^2$	0,943
« INRA 260 »	251	$y_4 = -258{,}713 + 1{,}222\,x - 0{,}00061\,x^2$	0,932
« INRA 508 »	55	$y_4 = -204{,}030 + 1{,}022\,x - 0{,}00048\,x^2$	0,935
« Dekalb XL 24 »	43	$y_4 = -191{,}100 + 0{,}955\,x - 0{,}00046\,x^2$	0,918

TABLEAU 8

Somme de température nécessaire depuis la date de la floraison femelle pour arriver à différents stades phénologiques du maïs (1971 à 1975)

Floraison Femelle A	Variétés									
	« Cargill P. 170 » (*)		« LG 11 » (**)		« INRA 260 » (**)		« INRA 508 » (***)		« Dekalb XL 24 » (***)	
	moyenne	CV %	moyenne	CV %	moyenne	CV %	moyenne	CV %	moyenne	CV %
30 % de teneur en M.S. dans la plante entière	565 °C	10,8	575 °C	10,6	648 °C	11,3	585 °C	11,4	591 °C	8,3
45 % de teneur en M.S. dans l'épi	649 °C	9,9	658 °C	8,8	712 °C	9,7	647 °C	7,3	665 °C	6,0
Humidité du grain :										
38 %	684 °C	6,6	781 °C	9,7	781 °C	12,1	754 °C	6,4	760 °C	6,6
35 %	757 °C	7,5	874 °C	10,6	888 °C	13,1	833 °C	7,1	836 °C	7,4
97 % du poids maximum de 1 000 graines	825 °C	12,1	825 °C	12,1	876 °C	14,2	914 °C	10,7	896 °C	12,2

(*) Grain corné.
(**) Grain corné-denté.
(***) Grain denté.

façon légèrement différente (fig. 6). Au-dessous de 35 p. cent d'eau dans le grain les variétés dentées se dessèchent plus rapidement que les variétés cornées-dentées.

2) 97 p. cent du poids maximum de 1 000 graines [1] est atteint pour des sommes de température de 825 à 870 °C pour les variétés précoces cornées-dentées et de 900 à 920 °C pour les variétés tardives dentées : les transferts de réserves, en terme de teneur en eau, se poursuivent plus longtemps chez les dentés que chez les cornés-dentés.

Il semblerait donc qu'au-dessous de ces sommes de température, le Maïs n'atteigne pas une véritable maturité physiologique. Ainsi, en zone Nord, en 1972 (année froide), on a pu observer sur le grain l'apparition du « point noir » — couche cellulaire brune qui se forme à la base du grain (au niveau de l'insertion sur la rafle) — à des niveaux de teneur en eau des grains de 45 p. cent, alors qu'en 1973, ce « point noir » est apparu à une teneur en eau des grains de 35 p. cent. Le point noir n'est donc pas toujours un signe de maturité; il signifie uniquement que les migrations vers les grains sont arrêtées.

Discussion et utilisation pratique

1. — *Fiabilité des résultats*

Les méthodes basées sur le cumul des températures pour la détermination de la floraison constituent un progrès par rapport aux méthodes antérieures qui étaient basées sur le nombre de jours écoulés depuis le semis. On pourrait penser améliorer cette prévision en utilisant les dates de levée plutôt que les dates de semis. Certains de nos essais (Bel et Pont, 1974) conduits dans les Dombes en 1974 ont pu montrer que les estimations des sommes de températures à partir de la levée ne sont pas plus fiables que celles à partir du semis. La levée n'est qu'un stade de croissance; or, on peut rappeler que la méthode des sommes de températures est basée sur la loi d'action des températures sur la vitesse de développement. Seule, la germination peut être considérée comme un stade de développement mais sa mesure sera toujours difficile à réaliser.

On pourrait également améliorer la prévision en utilisant les sommes de températures enregistrées dans le sol jusqu'au stade 5 à 6 feuilles du maïs. Cette méthode, bien que séduisante, ne peut pas pour l'instant déboucher. En effet, dans la pratique les enregistrements climatiques effectués au niveau des stations locales ne comportent que deux types de mesures : les températures minimales et maximales journalières de l'air ambiant et la pluviométrie. Nous avons donc jugé plus utile d'essayer de déterminer les besoins en température de la plante, pour cette période, selon les grands types de sol. Ces références ne pourront être obtenues qu'après plusieurs années d'enregistrement.

D'autres méthodes de cumul de températures (limitation des températures maximales à 26, 28, 30 °C) méritent également d'être testées et comparées à la méthode actuellement utilisée.

— Pour la période floraison-maturation, l'évolution de l'humidité du grain est étroitement liée à la somme de température reçue par la plante depuis sa floraison femelle.

[1] Ce chiffre a été retenu car il représente pratiquement le rendement maximum.

Les modèles obtenus sont moins parfaits pour l'évolution du poids de 1 000 graines et l'évolution de la teneur en matière sèche dans la plante entière, car d'autres facteurs peuvent intervenir :

1. Un déficit dans l'alimentation hydrique avant ou au moment de la floraison entraîne par rapport à la normale un nombre plus important d'épis non fécondés et un nombre plus faible de grains par épis. L'évolution de la teneur en matière sèche dans la plante entière va se trouver ralentie (voir fig. 8, année 1975) (1). Un déficit à cette période a donc assez peu d'influence sur le poids de 1 000 graines (voir fig. 7, année 1975).

Par contre, un déficit après la floraison peut provoquer un phénomène inverse c'est-à-dire un dessèchement très rapide des tiges et un arrêt prématuré des migrations. Dans ce cas, le poids maximum de 1 000 graines pourra être très faible (tabl. 9).

TABLEAU 9

Influence de l'alimentation hydrique sur la teneur en matière sèche dans la plante entière et sur le poids de 1 000 graines — I.T.C.F., Greoux 1975, variété « INRA 508 »

Traitements	Teneur en M.S. dans la plante entière (%) au 22-9	Poids de 1 000 graines en g à 15 % d'eau au 14-10	Rendement grain (qx/ha)
— Plante bien alimentée (80 % capacité au champ)	38,3	312	122,4
— Besoins satisfaits à 50 % avant floraison et complètement ensuite. . . .	27,8	285	21,1
— Besoins satisfaits complètement jusqu'à floraison et à 50 % ensuite. .	44,9	86	31,8

2. Une attaque précoce de fusariose pourra ralentir les migrations vers le grain. D'une manière générale, toute attaque parasitaire (Pyrale) ou tout accident sont des « portes d'entrées » des champignons dans la tige; ce sont donc des facteurs qui peuvent influer sur l'évolution du poids de 1 000 graines.

2. — *Utilisations pratiques de ces données*

1. *Prévision des stades phénologiques du Maïs*

La Météorologie nationale publie chaque année, au niveau de chacune de ses 96 stations officielles, le tableau des températures cumulées par périodes de 5 jours depuis le 1er janvier jusqu'au 31 décembre, en base 0, 2, 4, 6, 8, 10 et 12 °C. Le même calcul est réalisé à partir des chiffres moyens obtenus sur les 25 dernières années.

(1) L'année 1975 a été marquée par une période de sécheresse et de températures élevées juste avant la floraison.

A partir de ces deux séries de tableaux, on peut donc :

• Calculer la date moyenne de floraison et l'écart-type associé à cette date et exprimé en degrés. Cet écart-type transformé en « jours moyens » nous permet d'estimer les dates de floraison « pessimistes » et « optimistes » qui ont lieu dans 95 p. cent des cas.

• Calculer ensuite la date de récolte : en prenant ainsi deux hypothèses de travail quant à la date de floraison; ceci nous permet d'éviter l'écueil constitué par le facteur sol qui peut jouer un rôle important sur cette première période. Connaissant les besoins en température de la variété pour cette deuxième phase de développement, on pourra estimer les probabilités des dates de récolte à une humidité donnée.

On pourra également de la même façon calculer, pour une région donnée, le risque encouru en semant des variétés trop tardives ou bien en effectuant des semis trop tardifs.

2. *Détermination de la précocité des variétés*

Le classement des variétés est effectué actuellement à partir d'un indice de précocité basé sur la teneur en eau du grain à la récolte. La connaissance des besoins en température pour des variétés témoins permettra, dans les années à venir, de leur attribuer en plus un indice thermique. A partir de cartes de sommes de température établies par la Météorologie nationale, on pourra ainsi mieux préciser les zones de culture des différentes variétés de maïs.

Conclusion

La méthode des sommes de températures est donc un moyen commode qui permet de prévoir, pour une année donnée, la date de floraison et les différents stades de maturité du Maïs.

La température de seuil utilisable pour le calcul de cette somme de température semble se situer autour de 6 °C.

Pour la période semis-floraison, la technique mérite d'être précisée en fonction des capacités de réchauffement des différents types de sols.

Dans une deuxième phase, l'étude des besoins en température de variétés témoins, de précocités différentes, permettra de mieux préciser les zones de culture des différentes variétés de maïs.

Pour les zones limites, ou pour les nouvelles zones d'extension de la culture, de telles données permettent déjà de prévoir les possibilités de maturation de la plante.

Reçu pour publication en juin 1977.

Remerciements

Nous remercions vivement M. CASSINI de la Station de Phytopathologie de Versailles; M. DURAND de la Station de Bioclimatologie de Versailles et M. DERIEUX de la Station d'Amélioration des Plantes à Mons-en-Chaussée qui ont bien voulu nous faire part de leurs conseils pour la rédaction de cet article.

Summary

Influence of accumulated heat units on maturity in Maize

From 1971 to 1975, experiments have been realized in 12 places situated in very different climatic regions of France. Five hybrids have been tested.

Corn was harvested on different separate occasions and, at each date, the dry matter content in the corn plant and corn ear, the percentage of moisture in the grain and thousand grain weight were measured.

Accumulated heat units from planting to silking were computed. Correlation coefficients were computed between accumulated heat units from silking and variables which were measured at each date.

The determination of silking by the method of accumulated heat units is not perfect but it is better than the accumulated day method. The calculation realized after silking with a minimum base temperature of 6 °C shows a good correlation between accumulated heat units and precedent variables.

The calculation of regression curves affords the average number of accumulated heat units for different hybrids. Flint, flint dent or dent hybrids do not have exactly the same evolution, but their precocity is determined above all by the date of silking.

Références bibliographiques

ASPIAZU C., 1971. Pronostico de fases en cultivos de maïs dentado mediante sumas de temperaturas. *Rev. Fac. Agron. veter. Buenos Aires.*, **19** (1-2), 61-69.

BEL et PONT, 1974. Influence des sommes de température sur le développement du maïs en Dombes. *Rapport de stage ISARA.*

BLOC D. et GOUET J. P., 1973. Influence des sommes de température sur la maturité du maïs. *Broch. AGPM-ITCF*, 13 p.

BLOC D. et GOUET J. P., 1974. Influence des sommes de température sur la date de floraison et l'évolution de l'humidité du grain chez le maïs. *Broch. AGPM-ITCF.*

BROCHET P., GERBIER N., BEDEL J., 1975. Contribution à l'étude agrométéorologique du maïs. *Monographie* n° 95. *Météorologie nationale.*

BROWN D. M., 1972. Heat units for corn in southern Ontario. *Ministry of Agriculture and Food.* April.

CAUDERON A., 1958. Les maïs hybrides en France, étude de la précocité. *Ann. Amélior. Plantes*, **8**, 273-289.

CROSS H. Z. et ZUBER M. S., 1972. Prediction of flowering dates in Maize based on different methods of estimating thermal units. *Agron. J.*, **64**, 351-355.

DAYNARD T. B., 1972. Relationships among black layer formation, grain moisture percentage and heat unit accumulation in Corn. *Agron. J.*, **64**, 716-719.

DERIEUX M., 1975. La précocité du Maïs, *8e Congr. Eucarpia, Sect. Maïs, Sorgho*, Sept. 1975.

DERIEUX M., 1972. Comment apprécier la maturité du maïs? *Cultivar*, n° 43, 19-20.

DUNCAN W. G., DAVIS D. R., CHAPMAN W. H., 1973. Development temperatures in Corn. *Soil Crop Sci. Soc. Fla. Proc.*, **32**, 59-63.

DURAND R., 1969. Signification et portée des sommes de température. *Bull. techn. Inform.*, n° 238, 185-190.

GAY J. P., 1975-1976. La pourriture des tiges de maïs. *Association Générale des Producteurs de Maïs. Résultats d'expérimentation 1975 et 1976.*

GILMORE E. C. et ROGERS J. S., 1958. Heat units as a method of measuring maturity in Corn. *Agron. J.*, 50, 611-615.

LEHENBAUER P. A., 1914. Growth of maize seedlings in relation to temperature. *Physiol. Res.*, **1** (5), 247-288.

MAJOR D. J., JOHNSON D. R. et LUEDDERS V. D., 1975. Evaluation of eleven thermal unit methods for predicting Soy-bean development. *Crop Sci.*, **15**, 172-174.

MEDERSKI H. J., MILLER M. E. et WEAVER C. R., 1973. Accumulated heat units for classifying corn hybrid maturity. *Agron. J.*, **65**, 743-747.

SUTTON L. M. et STUCKER R. E., 1974. Growing degree days to black layer compared to Minnesota relative maturity rating of corn hybrids. *Crop Sci.*, **14**, 408-412.

Annexe

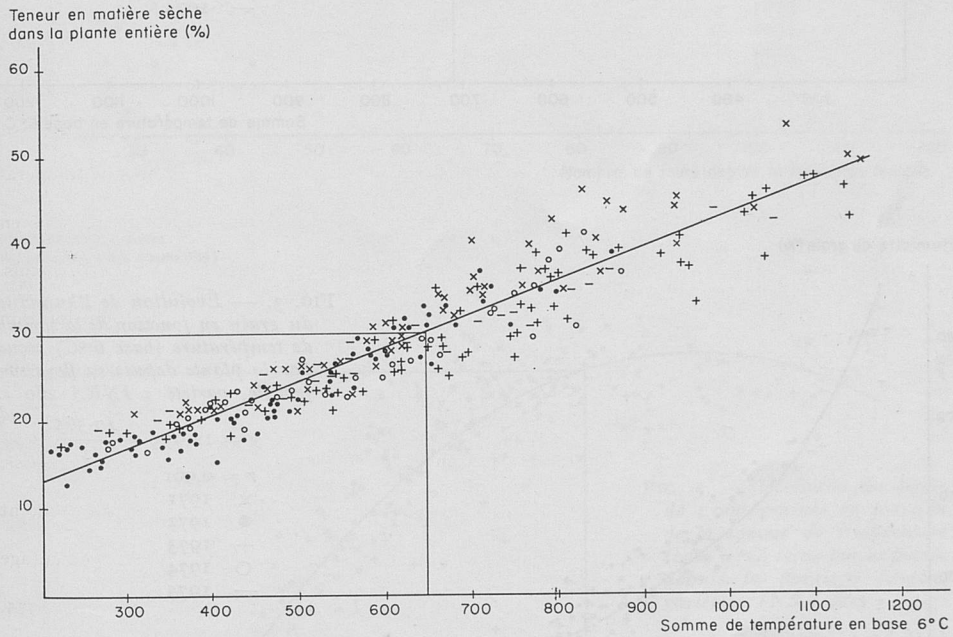


FIG. 1. — *Évolution de la teneur en matière sèche dans la plante entière en fonction de la somme de température (base 6 °C) reçue par la plante depuis sa floraison femelle, variété « INRA 260 »*

$y = 6{,}024 + 0{,}0371x$
$r = 0{,}945$
× 1971
● 1972
\+ 1973
○ 1974
— 1975

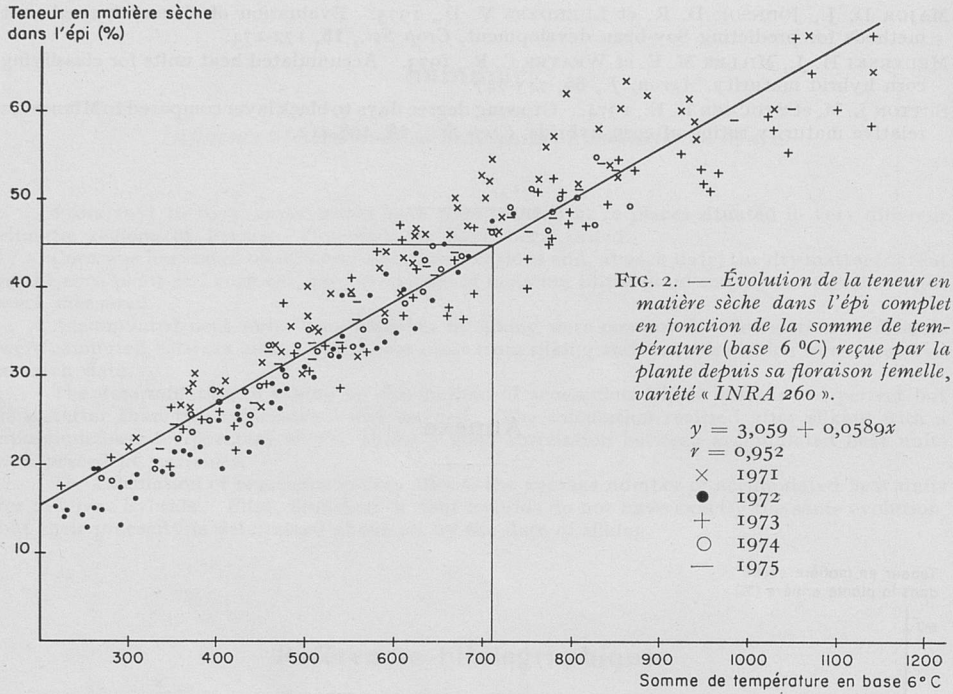


FIG. 2. — *Évolution de la teneur en matière sèche dans l'épi complet en fonction de la somme de température (base 6 °C) reçue par la plante depuis sa floraison femelle, variété « INRA 260 ».*

$y = 3{,}059 + 0{,}0589x$
$r = 0{,}952$
× 1971
● 1972
\+ 1973
○ 1974
— 1975

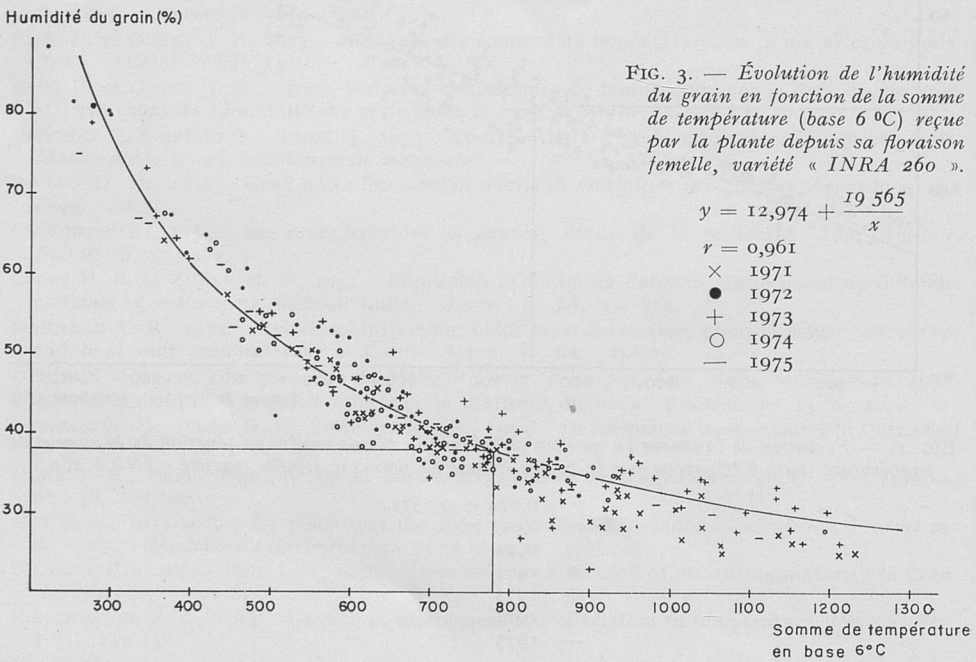


FIG. 3. — *Évolution de l'humidité du grain en fonction de la somme de température (base 6 °C) reçue par la plante depuis sa floraison femelle, variété « INRA 260 ».*

$$y = 12{,}974 + \frac{19\,565}{x}$$

$r = 0{,}961$
× 1971
● 1972
\+ 1973
○ 1974
— 1975

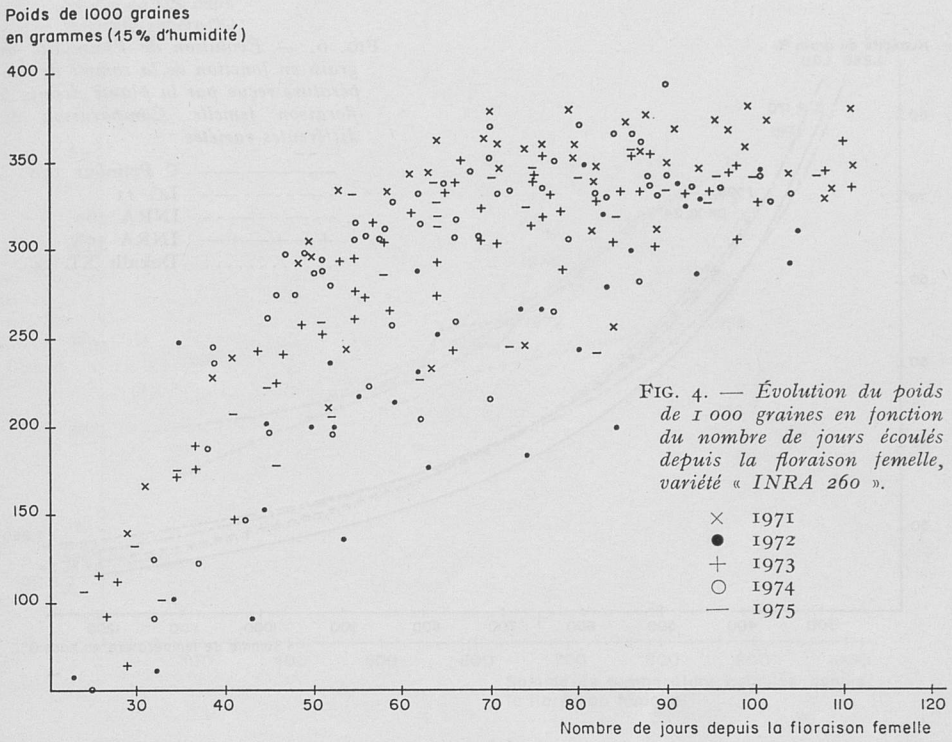


FIG. 4. — *Évolution du poids de 1 000 graines en fonction du nombre de jours écoulés depuis la floraison femelle, variété « INRA 260 ».*

× 1971
● 1972
\+ 1973
○ 1974
— 1975

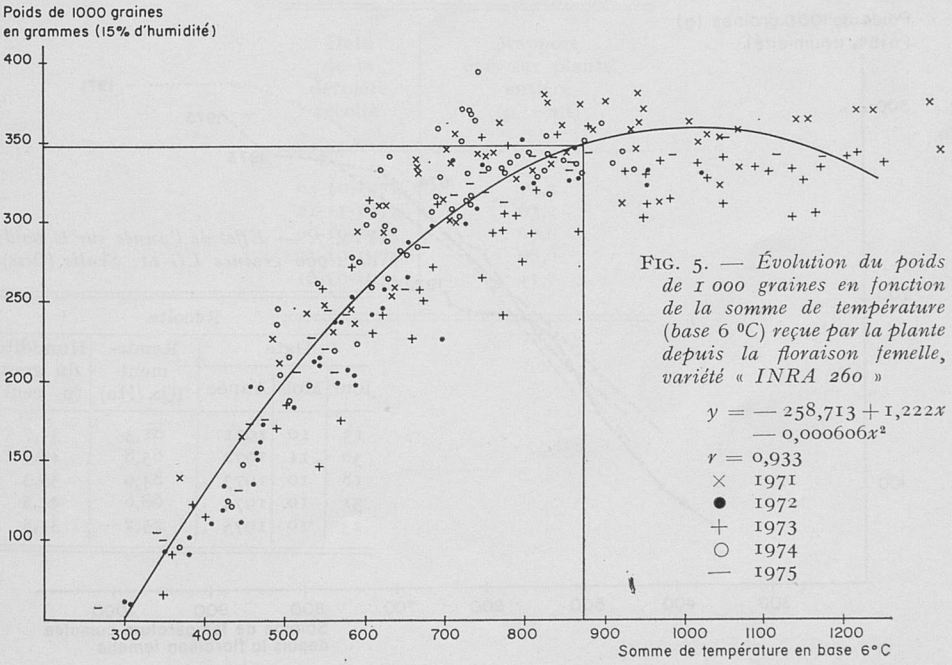


FIG. 5. — *Évolution du poids de 1 000 graines en fonction de la somme de température (base 6 °C) reçue par la plante depuis la floraison femelle, variété « INRA 260 »*

$y = -258{,}713 + 1{,}222x - 0{,}000606x^2$
$r = 0{,}933$
× 1971
● 1972
\+ 1973
○ 1974
— 1975

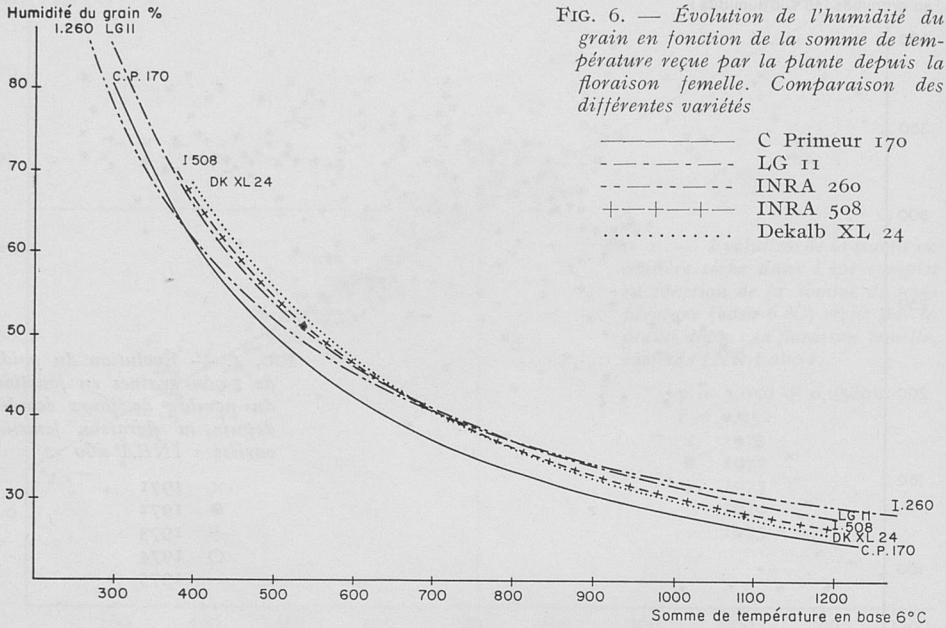


FIG. 6. — *Évolution de l'humidité du grain en fonction de la somme de température reçue par la plante depuis la floraison femelle. Comparaison des différentes variétés*

———— C Primeur 170
- — - — - — - LG 11
- - — - - — - - INRA 260
+ — + — + — INRA 508
. . . . . Dekalb XL 24

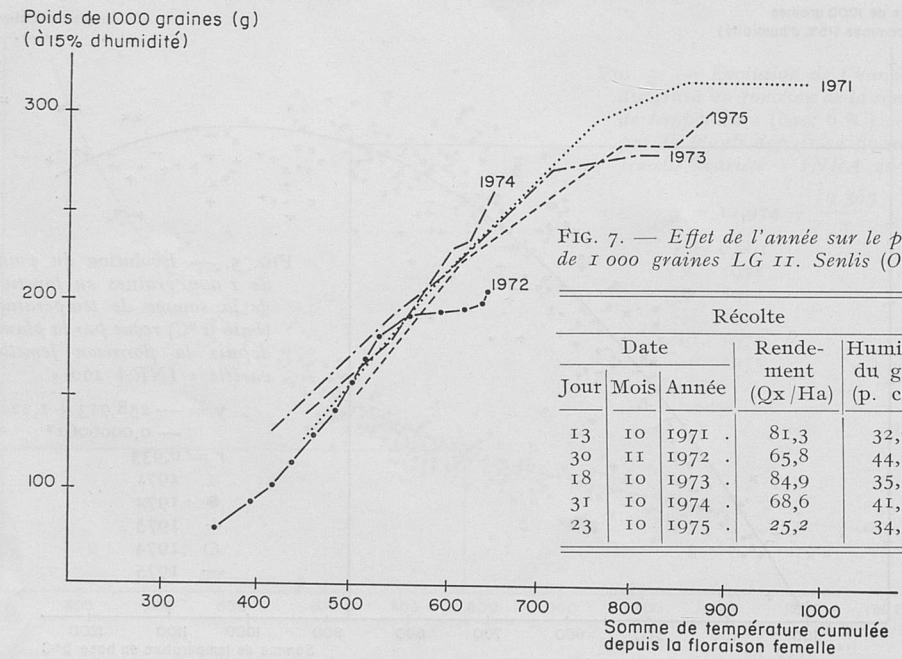


FIG. 7. — *Effet de l'année sur le poids de 1 000 graines LG 11. Senlis (Oise).*

Récolte				
Date			Rendement (Qx/Ha)	Humidité du grain (p. cent)
Jour	Mois	Année		
13	10	1971 .	81,3	32,7
30	11	1972 .	65,8	44,7
18	10	1973 .	84,9	35,3
31	10	1974 .	68,6	41,5
23	10	1975 .	25,2	34,5

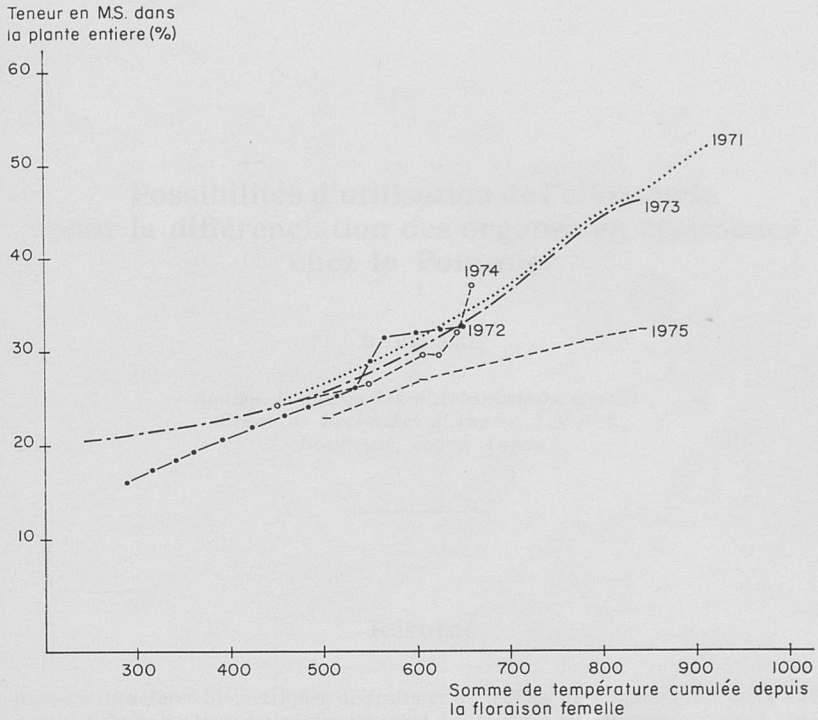


FIG. 8. — *Effet de l'année sur la teneur en matière sèche dans la plante entière LG 11. Senlis (Oise).*

Date de la dernière récolte	Rapport épis sur plante entière (p. cent)
04-10-1971	70,3
21-11-1972	63,2
09-10-1973	67,6
21-10-1974	68,6
16-10-1975	41,7

Ann. Amélior. Plantes, 1978 **28** (1), 113-125.

Possibilités d'utilisation de l'allométrie pour la différenciation des organes en croissance chez le Pommier

B. BIDABÉ

Station de Recherches d'Arboriculture fruitière,
Centre de Recherches d'Angers, I.N.R.A.,
Beaucouzé, 49000 Angers

Résumé

Quelques caractères biométriques de fruits et de feuilles de Pommier ont servi à l'étude de trois méthodes d'application des régressions sur des organes en croissance. Cette étude met en évidence les conditions nécessaires à l'utilisation des indices de forme (y/x) ou des paramètres de régressions linéaires pour différencier les variétés.

Introduction

La forme générale d'un organe évolue pendant sa croissance. Les fruits, les feuilles, les entre-nœuds de rameau, par exemple, sont plus allongés à l'état jeune qu'à l'état adulte par suite de dysharmonies de croissance dans les différentes directions de ces organes. DOMMERGUES, FLECKINGER et MESSIE (1955) ont signalé ce phénomène chez le Pommier à cidre. ANDERSON (1950) a étudié la régression entre la longueur des pétales et la longueur des sépales chez des espèces d'Iris. LŒWEL, SCHANDER et HILDEBRANDT (1957) ont aussi utilisé la méthode sur quelques caractères du Pommier.

COUSIN (1940, 1946, 1948) et TEISSIER (1960) ont étudié l'allométrie chez les Gryllides en considérant les régressions des logarithmes d'un couple de mesures (hauteur de la face et longueur du tibia postérieur). Les mesures sont liées, dans ce cas, par une fonction parabolique de la forme $y = bx^a$. (a et b sont des paramètres caractéristiques de l'espèce étudiée).

On peut signaler également que les conditions climatiques ont, parfois, une très nette influence sur la morphogénèse. CHANDLER a signalé, chez le Pommier, l'influence des températures fraîches après la nouaison sur le prolongement des

divisions cellulaires, comme la cause d'un allongement anormal chez le fruit adulte. L'allométrie pourrait donc être utile dans les études physiologiques prenant en compte les facteurs climatiques (température, humidité, insolation etc.) ou culturaux. Mais elle pourrait également contribuer à une différenciation morphologique plus poussée des types variétaux (en particulier, chez les mutants) en tenant mieux compte des lois de la croissance.

Matériel et méthodes

La méthode normale consiste à suivre l'évolution des mesures, à intervalles réguliers, d'organes bien repérés. Elle est possible sur tous les caractères externes. Cette méthode a été utilisée pour suivre l'évolution du diamètre (L) et du rapport $\frac{H}{L} \times 100$ par rapport à la hauteur (H) du fruit.

Mais la méthode précédente ne peut pas s'appliquer aux caractères internes (fig. 1) d'un organe où la dissection est nécessaire. Nous avons procédé, dans ce cas, à des prélèvements successifs de lots de 10 fruits pendant la période de croissance. Malgré quelques inconvénients sur la précision de la première méthode (mesure des mêmes organes pendant leur croissance), cette dernière a l'avantage d'étudier la variabilité sur un plus grand nombre d'organes.

Enfin, un autre cas intéressant se présente chez les feuilles de la pousse annuelle. Ces feuilles offrent une grande diversité de stades de croissance au moment de l'observation. En effet, la jeune feuille qui s'individualise du bourgeon terminal n'exige qu'une période de trois semaines pour atteindre sa dimension définitive marquée par un virage de coloration caractéristique. Ce virage permet de distinguer, sur le rameau, une portion apicale où les feuilles subissent leur phase de croissance

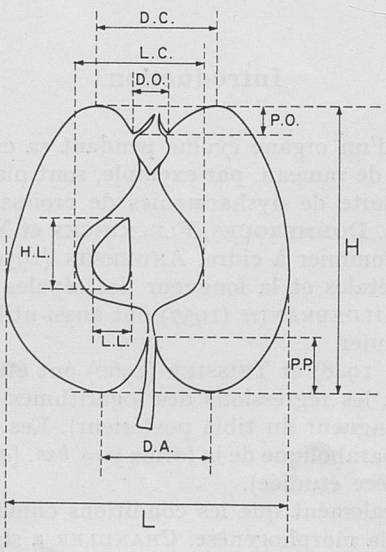


FIG. 1. — *Coupe longitudinale montrant la série des caractères mesurés sur le fruit.*

(une dizaine environ) et une portion basale constituée de feuilles adultes. Nous n'avons pas observé les feuilles préformées dans le bourgeon, situées à la base du rameau, ces feuilles pouvant présenter une morphologie différente. Les mensurations ont porté sur les feuilles de la portion de rameau en croissance et sur quelques feuilles les plus récemment devenues adultes. Ces feuilles se sont développées dans les quatre dernières semaines précédant la date d'observation et dans des conditions pratiquement identiques pour des comparaisons variétales.

Afin d'illustrer ces différentes méthodes, nous avons choisi les variétés « Golden Delicious » et « Reinette du Mans » (première et troisième méthodes) et la variété « De l'Estre » (deuxième méthode) greffées sur un même porte-greffe (M.9.)

Tous les caractères biométriques relevés sur les fruits sont indiqués sur la figure 1.

Les mesures ont été notées en millimètres, les moyennes ont été établies à chaque date d'observation en ce qui concerne les fruits. Les feuilles ont été préalablement classées par grandeur (longueur du limbe) afin de constituer des lots de dix feuilles pour le calcul des moyennes correspondantes.

Les rapports $\frac{H}{L} \times 100$ des fruits ont été calculés et traités de façon identique.

Par ailleurs, les mesures individuelles ont été transformées en leurs valeurs logarithmiques pour établir les valeurs moyennes par lot.

Les régressions de caractères ont été calculées par rapport à la hauteur du fruit ou par rapport à la longueur du limbe car ces dimensions sont les plus importantes chez les fruits et les feuilles.

Les régressions obtenues sont de la forme :

$$\log y = a + b \log x \qquad \text{et} \qquad y = a + bx$$

La première se ramène à la deuxième forme par changement de variable ($\log y = Y$, $\log x = X$).

Si $\bar{x}$ et $\bar{y}$ représentent les moyennes de chaque variable, les paramètres a et b sont donnés par les formules :

$$a = \bar{y} - b\bar{x} \qquad \text{et} \qquad b = \frac{\sum(x - \bar{x})(y - \bar{y})}{\sum(x - \bar{x})^2}$$

La régression existe si le paramètre b est significativement différent de zéro, ce qui revient à la signification du test $t = b / S_b$.

La variance de y est donnée par l'expression :

$$S^2_y = \frac{\sum(y - \bar{y})^2 - b^2 \sum(x - \bar{x})}{N - 2} \qquad (\text{où } N = \text{nombre de lots})$$

et les variances des paramètres par :

$$S^2_b = \frac{S^2_y}{\sum(x - \bar{x})^2} \qquad S^2_a = \frac{S^2_y}{N}$$

Pour comparer le caractère y chez deux variétés, il suffit de comparer les paramètres de leurs équations de régressions respectives :

$$y = a + bx$$
$$y = a' + b'x$$

TABLEAU I

Moyennes des mesures ou des transformations des mesures à différentes dates d'observation

	17/6	28/6	4/7	13/7	20/7	29/7	6/8	14/8	22/8	30/8	7/9
« *Golden Delicious* » :											
L.	28,6	36,5	39,4	42,4	45,5	49,1	51,6	53,1	54,6	56,9	59,6
log L	1,4554	1,5614	1,5945	1,6266	1,6576	1,6910	1,7125	1,7249	1,7368	1,7540	1,7745
H	29,4	35,7	38,5	40,6	42,9	45,5	47,1	48,1	49,5	51,2	53,5
log H	1,4667	1,5523	1,5848	1,6080	1,6315	1,6573	1,6725	1,6817	1,6938	1,7089	1,7274
H/L × 100	102,7	98,0	97,9	95,9	94,2	92,6	91,3	90,6	90,6	90,2	89,8
« *Reinette du Mans* » :											
L.	27,1	31,5	33,1	35,6	37,8	40,9	42,3	44,9	46,4	48,1	49,9
log L	1,4323	1,4967	1,5184	1,5501	1,5756	1,6106	1,6249	1,6512	1,6654	1,6816	1,6970
H	24,8	27,3	28,4	29,6	31,3	33,4	34,9	36,4	37,6	38,7	40,2
log H	1,3928	1,4342	1,4517	1,4704	1,4933	1,5221	1,5413	1,5600	1,5745	1,5867	1,6032
H/L × 100	91,4	86,7	85,8	83,3	82,8	81,7	82,5	81,1	81,2	80,5	80,6

Les différences $a - a'$ ou $b - b'$ doivent être significativement différentes de zéro. Or, les variances de $a - a'$ et de $b - b'$ étant égales à :

$$S^2_{a_a'} = S^2_a + S^2_{a'}$$
$$S^2_{b_b'} = S^2_b + S^2_{b'}$$

les tests $t = \frac{a - a'}{S_{a_a'}}$ et $t = \frac{b - b'}{S_{b_b'}}$ permettent de savoir si ces paramètres sont significativement différents.

Les coefficients de corrélation ont été calculés pour estimer le degré de liaison des variables dans les diverses régressions.

Résultats

A. — *Évolution des caractères sur des fruits repérés*

La méthode de repérage utilisée ne nous a permis de conserver qu'une partie des fruits choisis par suite de chutes prématurées pendant la période d'observation qui s'est étalée du 17 juin au 7 septembre à raison d'une observation par semaine. Huit fruits ont pu être conservés pendant toute cette période chez les deux variétés « Golden Delicious » et « Reinette du Mans ». Ce faible échantillon ne permet pas de caractériser d'une façon précise chacune des deux variétés mais il permet de suivre l'évolution relative des mesures.

Les moyennes de leurs mesures et des transformations logarithmiques ainsi que les moyennes de rapports $\frac{H}{L} \times 100$ ont été portées au tableau 1. Les régressions correspondantes, les écarts-types de paramètres, la signification des coefficients de régression b par le test t ainsi que les coefficients de corrélation sont donnés dans le tableau 2.

TABLEAU 2

Régressions établies sur des lots de fruits repérés des variétés « Golden Delicious » et « Reinette du Mans » et de leurs éléments d'interprétation

Variétés	Régression	Paramètres de la régression			Coefficient de corrélation
		Écart-type		Signification	
		Sa	Sb	$t = b/Sb$	
« Golden Delicious »	$L = -10{,}49 + 1{,}313\ H$	0,1150	0,0166	78,9	0,999
	$\log L = -0{,}3693 + 1{,}2428 \log H$.	0,0009	0,0118	105,5	0,9996
	$\frac{H}{L} \times 100 = 118{,}9 - 0{,}568\ H$ . . .	0,2296	0,0332	17,1	— 0,985
« Reinette de Mans »	$L = -8{,}20 + 1{,}456\ H$	0,1375	0,0285	51,1	0,998
	$\log L = -0{,}2652 + 1{,}2280 \log H$.	0,0021	0,0322	38,2	0,997
	$\frac{H}{L} \times 100 = 102{,}9 - 0{,}590\ H$ . . .	0,4710	0,0976	6,0	— 0,896

TABLEAU 3

Moyennes des mesures effectuées sur des lots de 10 fruits chez la variété « De l'Estre » pendant la croissance

Caractères	Dates de prélèvements										
	17/6	28/6	4/7	13/7	20/7	29/7	6/8	14/8	22/8	30/8	7/9
H	21,3	34,9	43,8	57,2	59,4	62,4	62,8	63,8	64,6	66,8	71,2
L	19,2	35,0	44,3	62,2	64,9	67,4	69,0	70,4	72,1	72,7	76,9
$\frac{H}{L} \times 100$	111,3	98,9	99,1	91,9	91,8	92,8	91,1	90,7	89,8	92,9	92,8
DC	—	—	15,9	22,4	24,1	24,6	24,2	24,6	25,0	25,1	26,3
DA	—	14,8	17,9	26,1	27,3	27,9	29,7	30,3	30,3	30,7	33,4
PO	—	—	1,8	5,0	5,7	5,6	5,7	5,7	6,4	6,1	7,2
PP	—	2,0	4,4	9,9	11,3	11,7	11,1	12,1	12,7	13,4	13,6
DO	—	4,2	4,7	6,1	6,8	6,9	6,7	7,0	6,5	7,3	7,0
LC	11,6	20,3	24,6	32,9	33,7	35,3	37,0	36,4	36,1	38,2	38,5
H.L.	7,3	14,0	15,9	16,0	16,4	17,3	16,5	16,9	16,2	17,4	18,2
L.L.	3,9	7,7	8,8	9,1	9,5	9,5	10,0	9,6	9,8	9,9	9,8

Les régressions étudiées sont très probantes. On peut remarquer que le test t présente toujours des valeurs élevées confirmant l'existence de corrélations entre les caractères étudiés sur les fruits. Les coefficients de corrélation, très voisins de 1, indiquent, en outre, des régressions très étroites, presque fonctionnelles. Les régressions $\frac{H}{L} \times 100$, H ont des coefficients de régression et de corrélation négatifs confirmant le fait que l'indice $\frac{H}{L} \times 100$ diminue pendant la croissance du fruit.

Les valeurs S_a ou S_b permettent de comparer les paramètres a ou b des deux variétés dans les trois régressions.

Par le mode d'interprétation indiqué précédemment, on peut montrer que le paramètre a diffère très significativement dans les trois régressions mais que l'autre paramètre ne diffère que dans la régression L.H.

B. — *Évolution des caractères sur des lots de fruits prélevés*

Cette méthode a été appliquée pour l'étude de dix caractères du fruit de la variété « De l'Estre ». Les abréviations employées dans les régressions correspondent à celles de la figure 1. Les moyennes de mesures ou de transformations logarithmiques et des rapports $\frac{H}{L} \times 100$ de chaque lot de dix fruits sont indiqués dans le tableau 3 ou 4.

Les résultats du premier ou des deux premiers prélèvements font défaut dans les tableaux 3 et 4 en ce qui concerne les caractères des cuvettes oculaires et pédonculaire. En effet, ces cuvettes n'apparaissent qu'après un certain développement des fruits.

Les équations de régression et les différents éléments d'interprétation sont contenus dans le tableau 5.

Toutes ces régressions présentent des coefficients de régression et de corrélation hautement significatifs (probabilités inférieures à 0,001) et, en particulier, on peut remarquer que les régressions, déjà étudiées sur fruits repérés, sont d'une aussi bonne qualité,

Les valeurs de t des coefficients de régression sont généralement supérieures dans les régressions logarithmiques; il en est de même, en général, pour les coefficients de corrélation.

C. — *Évolution des caractères des feuilles avec le stade de leur développement*

Le choix des feuilles à mesurer sur la pousse annuelle met souvent l'observateur dans l'embarras par suite d'une grande variabilité des feuilles le long du rameau. En fait, on élimine les feuilles apicales non encore développées et celles de la base, préformées dans le bourgeon initial, au profit des feuilles intermédiaires visiblement plus homogènes. Nous avons mesuré systématiquement toutes les feuilles apicales en croissance et quelques feuilles voisines ayant acquis leurs dimensions définitives. Ainsi, la comparaison des variétés s'opère sur des feuilles ayant bénéficié de conditions analogue de croissance.

La longueur H et la largeur L du limbe ainsi que la longueur du pétiole ont été mesurées pour chaque feuille (fig. 2). Le classement des feuilles par la longueur du limbe a permis de constituer des groupes de 10 feuilles et de calculer les dimen-

TABLEAU 4

Moyennes des logarithmes des mesures des lots de 10 fruits chez la variété « De l'Estre »

Caractères	Dates de prélèvements										
	17/6	28/6	4/7	13/7	20/7	29/7	6/8	14/8	22/8	30/8	7/9
log H	1,327	1,542	1,641	1,757	1,773	1,795	1,797	1,804	1,810	1,824	1,852
log L	1,283	1,544	1,646	1,793	1,812	1,828	1,838	1,847	1,858	1,861	1,886
$\log \frac{H}{L} \times 100$	2,044	1,998	1,995	1,964	1,961	1,967	1,959	1,957	1,952	1,963	1,966
log D.C.	—	—	1,199	1,349	1,381	1,390	1,383	1,391	1,397	1,399	1,420
log D.A.	—	1,168	1,251	1,416	1,436	1,445	1,472	1,481	1,481	1,486	1,523
log P.O.	—	—	0,216	0,688	0,747	0,739	0,751	0,749	0,793	0,781	0,852
log P.P.	—	0,276	0,636	0,991	1,052	1,066	1,041	1,080	1,101	1,126	1,131
log D.O.	—	0,616	0,670	0,782	0,830	0,837	0,822	0,843	0,808	0,862	0,842
log L.C.	1,063	1,307	1,391	1,516	1,528	1,547	1,567	1,561	1,556	1,582	1,585
log H.L.	0,861	1,146	1,201	1,203	1,213	1,237	1,217	1,226	1,208	1,239	1,258
log L.L.	0,590	0,884	0,943	0,958	0,976	0,976	0,998	0,981	0,990	0,995	0,990

TABLEAU 5

Éléments d'interprétation de régressions établies sur des lots de fruits prélevés sur la variété « De l'Estre »

	Régression	Paramètres de la régression					Coefficient de corrélation	
		Écart-type		Signification de b $t = \frac{b}{S_b}$				
		S_a	S_b					
11 observations	L = — 6,6 + 1,195 H	0,29	0,0204	58,6	Probabilité = 0,001 t = 4,78 Très significatifs		0,999	r = 0,903 P = 0,0001 Très significatifs
	log L = — 0,261 + 1,166 log H . .	0,0021	0,0142	82,1			0,999	
	H/L × 100 = 115,5 — 0,374 H . .	0,78	0,0527	7,1			—0,921	
	log H/L × 100 = 2,261 — 0,166 logH	0,0021	0,0142	11,7			—0,968	
	LC = 0,2 + 0,563 H	0,26	0,0176	32,0			0,996	
	log LC = — 0,274 + 1,016 log H .	0,0035	0,0230	44,2			0,998	
	LL = 3,0 + 0,106 H	0,22	0,0153	6,9			0,918	
	log LL = 0,278 + 0,705 log H . . .	0,0128	0,0849	8,3			0,940	
	HL = 6,0 + 0,174 H	0,41	0,0276	6,3			0,903	
	log HL = 0,073 + 0,645 log H . . .	0,0131	0,0873	7,4			0,927	
10 observations	DA = — 4,4 + 0,533 H.	0,21	0,0201	26,5	P = 0,001 t = 5,04 Très significatif		0,994	r = 0,961 P = 10^{-6} T.S.
	log DA = — 0,690 + 1,197 log H .	0,0039	0,0437	27,4			0,995	
	PP = — 10,2 + 0,349 H	0,18	0,0176	19,8			0,990	
	log PP = — 4,107 + 2,874 log H .	0,0147	0,1625	17,7			0,987	
	DO = 1,5 + 0,090 H	0,97	0,0092	9,8			0,961	
	log DO = — 0,674 + 0,833 log H .	0,071	0,0792	10,5			0,966	
9 observations	PO = — 6,2 + 0,190 H	0,12	0,0166	11,4	P = 0,001 t = 5,40 T.S.		0,974	r = 0,966 P = 10^{-6} T.S.
	log PO = — 4,726 + 3,043 log H .	0,0149	0,2627	11,6			0,966	
	DC = 0 + 0,384 H	0,27	0,0369	10,4			0,969	
	log DC = — 0,544 + 1,072 log H .	0,0051	0,0902	11,9			0,976	

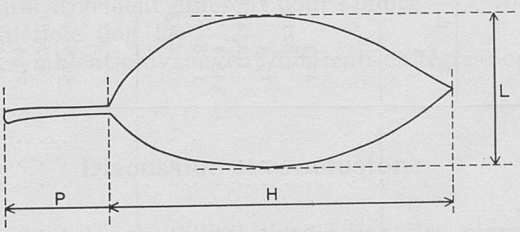


FIG. 2. — *Schéma montrant les caractères mesurés sur la feuille.*

sions moyennes de chaque groupe ou les moyennes des logarithmes des dimensions figurant dans le tableau 6 pour les variétés « Golden Delicious » et « Reinette du Mans ».

Les régressions établies, chez les deux variétés, ont des coefficients de régression et des coefficients de corrélation très significatifs. Ces coefficients sont négatifs

TABLEAU 6

Moyennes des mesures sur feuilles ou moyennes de leurs valeurs logarithmiques chez deux variétés de pommier

	Lots de 10 feuilles (par ordre croissant de grandeur)									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
« *Golden Delicious* » :										
H	42,3	56,7	74,9	90,4	96,8	100,8	103,8	109,0	113,4	120,5
log H	1,6227	1,7507	1,8735	1,9560	1,9858	2,0034	2,0162	2,0374	2,0546	2,0809
L	17,4	24,0	35,2	46,5	53,3	53,0	60,4	64,9	67,2	68,5
log L	1,2347	1,3723	1,5423	1,6649	1,7239	1,7231	1,7788	1,8115	1,8250	1,8341
H/L × 100	245,4	241,0	216,3	196,6	184,0	191,3	173,7	168,6	170,7	177,0
P	17,8	21,8	27,6	33,2	31,0	31,0	30,8	32,2	31,9	32,4
log P	1,2423	1,3306	1,4350	1,5180	1,4861	1,4880	1,4841	1,5070	1,5023	1,5067
« *Reinette du Mans* » :										
H	56,0	72,5	78,0	83,4	88,0	90,9	93,8	100,0	106,8	113,3
log H	1,7451	1,8599	1,8920	1,9211	1,9445	1,9585	1,9722	1,9999	2,0285	2,0541
L	29,4	42,7	46,7	53,5	55,5	55,6	59,7	63,5	69,2	76,2
log L	1,4626	1,6266	1,6685	1,7257	1,7437	1,7443	1,7748	1,8011	1,8395	1,8815
H/L × 100	192,3	172,5	167,6	157,7	159,0	164,1	157,9	158,5	154,8	149,0
P	19,7	25,7	26,1	27,7	28,7	27,5	28,7	31,4	32,8	34,8
log P	1,2887	1,4041	1,4147	1,4413	1,4564	1,4383	1,4559	1,4952	1,5155	1,5408

TABLEAU 7

Régressions de caractères biométriques des feuilles et éléments d'interprétation établis sur deux variétés de pommier

Régression	Paramètres de la régression				Coefficient de corrélation	
	Écart-type		Signification de b $t = b/S_b$			
	S_a	S_b				
« *Golden Delicious* » :						
$L = -14{,}93 + 0{,}7038\ H$	0,98	0,0409	17,2	$t = 5{,}04$ $P = 0{,}001$ très significatifs	0,987	$r = 0{,}917$ $P = 0{,}0001$ très significatifs
$\log L = -1{,}0383 + 1{,}3876 \log H$	0,0061	0,0436	31,8		0,996	
$H/L \times 100 = 296{,}4 - 1{,}0999\ H$	1,86	0,0774	14,2		−0,981	
$P = 12{,}07 + 0{,}1859\ H$	0,69	0,0286	6,5		0,917	
$\log P = 0{,}2987 + 0{,}5941 \log H$	0,0083	0,0594	10,0		0,962	
« *Reinette du Mans* » :						
$L = -14{,}80 + 0{,}7930\ H$	0,37	0,0229	34,6	$t = 5{,}04$ $P = 0{,}001$ très significatifs	0,997	$r = 0{,}921$ $P = 0{,}0001$ très significatifs
$\log L = -0{,}8360 + 1{,}3227 \log H$	0,0032	0,0379	34,9		0,997	
$H/L \times 100 = 221{,}7 - 0{,}6615\ H$	1,59	0,0991	6,7		−0,921	
$P = 6{,}74 + 0{,}2443\ H$	0,27	0,0170	14,4		0,981	
$\log P = -0{,}0371 + 0{,}7650 \log H$	0,0041	0,0485	15,8		0,984	

pour les rapports $\frac{H}{L} \times 100$ (tabl. 7) : les jeunes feuilles sont plus allongées que les feuilles adultes.

Les différences variétales des deux paramètres a et b sont mises en évidence au moyen de leurs écarts-types Sa et Sb.

Ainsi, chez les deux variétés, on peut vérifier que le paramètre a est significativement différent pour l'indice $\frac{H}{L} \times 100$, la longueur du pétiole (P), les logarithmes de la largeur du limbe (log L) et de la longueur du pétiole (log P), que le paramètre b est significativement différent pour l'indice $\frac{H}{L} \times 100$ et le logarithme de la longueur du pétiole (log P).

Les paramètres semblent plus souvent différents en régressions logarithmiques.

Discussion et conclusions

Nous avons montré la possibilité d'utilisation des régressions dans trois méthodes adaptées aux mesures d'organes. Quelle que soit la méthode à adopter, les régressions obtenues sont très bonnes et les coefficients de régression hautement significatifs. Dans l'ensemble, la régression logarithmique semble meilleure que la régression des mesures si l'on en juge par le test t de signification du coefficient de régression, de la valeur du coefficient de corrélation ou des coefficients de variation des paramètres de régression. Cependant, les deux types de régression restent difficiles à départager, d'autant plus que la régression logarithmique correspond

à une branche parabolique entre les mesures qui se confond pratiquement avec la droite de régression des mesures après un développement partiel de l'organe. En pratique, nos mensurations ont commencé à un certain stade au début du développement des fruits et des feuilles.

Comme on l'a remarqué, l'indice de forme y/x justifie peu son caractère de constante. Il varie en cours de croissance puisque toutes les régressions le concernant sont très probantes. Mais l'utilisation habituelle de ce rapport est, par ailleurs, discutable dans les interprétations statistiques car il n'est pas prouvé qu'il se distribue normalement.

Il est intéressant de discuter de l'intérêt des valeurs paramétriques dans les régressions pour adopter une bonne méthode d'interprétation des données biométriques.

Le paramètre a de la régression $y = a + bx$ conditionne la croissance relative du caractère y. En effet, la grandeur relative $\frac{y}{x} = \frac{a}{x} + b$ augmente, diminue ou est constante selon que la valeur a est négative, positive ou nulle. Elle n'est intéressante comme « indice » que si elle est constante, ce qui implique que a est voisin de o ou a/x négligeable. D'où l'on voit l'intérêt de choisir une mesure de référence x assez grande sur l'organe (diamètre du fruit, longueur du limbe).

Dans la régression logarithmique $\log y = a + b \log x$, la valeur du paramètre b conditionne la croissance relative du caractère y car l'équation précédente, équivalente en mesures normales à $y = 10^a.x^b$, permet de déduire la grandeur relative $\frac{y}{x} = 10^a.x^{b-1}$ et sa variation ne dépend que de la valeur $(b - 1)$. On retrouve ainsi l'intérêt de l'indice précédent pour des valeurs b voisines de 1.

Ces cas particuliers sont toutefois peu nombreux comme on peut le constater dans les tableaux 2, 5 et 7 : diamètre du cœur LC, diamètre de la couronne DC chez la variété « De l'Estre ». Il serait d'ailleurs intéressant de les confirmer chez d'autres variétés, ce qui est loin d'être acceptable *a priori*. Le moyen pratique pour en décider est de tracer la droite approximative de régression à l'aide de deux échantillons d'organes jeunes et d'organes adultes en calculant leurs coordonnées moyennes respectives. Avec ces coordonnées, on peut calculer la valeur approchée du paramètre intéressant. Mais dans tous les cas, il est possible d'établir les régressions pour la différenciation des caractères biométriques et d'en déduire l'indice y/x en fonction du caractère de référence x.

Les conditions de milieu ont une influence sur les caractères biométriques et une comparaison judicieuse exige des conditions de croissance identiques. A l'inverse, on peut considérer la variation d'un paramètre de régression sous l'action d'un facteur climatique ou cultural comme l'indice d'une modification dans la physiologie de la plante.

Reçu pour publication en juin 1977.

Summary

Use of allometry for the differentiation of growing organs in the Apple tree

The shape of a living part of a plant changes during its growth. This shape may be described using the ratio of biometrical characters. More interesting is the analysis during growth of the regression between the measurement (y) of one character for a given organ and the measurement (x) of a control character.

Three methods have been used by authors:
— successive measurements on the same organs (external morphology),
— measurements on samples of organs picked on the plant,
— measurements on a serial of organs at different stades of growth (for example, leaves on a growing shoot).

Regressions may be calculated upon the basis of data ($y = a + bx$ in a linear model) or upon the basis of log. of data ($\log y = a + b \log x$). This is the allometric relation.

These methods have been applied to data concerning apple leaves (lamina width and length, stem length) and fruits $\left(\text{width, height and ratio } \frac{\text{height}}{\text{width}}\right)$.

All the regressions calculated are very significant mainly the logarithmic regressions.

The authors pays particular attention to the shape index y/x frequently used for the description of organs. The regression between data shows that the index $y/x = b\,\frac{a}{x}$ is more variable when the value of « a » is hight. When the value of « a » is near zero, this index is nearly constant.

With the logarithmic regression ($\log y = a + b \log x$) which is similar to the allometric relation ($y = 10^a x^b$), the shape index $y/x = 10^a.x^{b-1}$ is variable according the sign of $(b - 1)$. So the shape index is constant when values of « b » are near one. Apart these particular values of « a » and « b », the allometric relation is the most suitable. In these cases it is more occurate to use regressions for the differentiation of two cultivars. The effect of environment on growth is important and it is necessary to compare varieties for shape of organs in the same conditions (climate and management). On the contrary it may be useful to record variations of parameters of regression due to a climatic or a cultural factor, to detect physiological modifications in the plant.

Références bibliographiques

ANDERSON E., 1950. Concordant versus discordant variation in relation to introgression. *Evolution*, **5**, 133.

COUSIN G., 1940. Sur une formule permettant l'estimation exacte et la comparaison des indices biométriques chez les hybrides interspécifiques de Gryllides et chez des criquets de phases différentes. *C.R. Acad. Sci.*, **210**, 583.

COUSIN G., 1940. Étude expérimentale et quantitative de l'hérédité interspécifique. Transmission de la forme et de ses potentialités évolutives. *Mém. Acad. Sci., France*, **64**, 878.

COUSIN G., 1946. Systématique et méthodes biométriques. A propos des Grillons de France. *Bull. biol. France Belg.*, **80**, 389-465.

COUSIN G., 1948. Sur des formules permettant l'estimation exacte de la variation des types structuraux dans l'espèce. *C.R. Acad. Sci.*, **226**, 1039.

COUSIN G., 1948. Hybridations interspécifiques et transmissions des types structuraux. *Bull. Biol. France Belg.* **82**, 331-387.

DOMMERGUES P., FLECKINGER J., MESSIÉ R., 1955. Sur une méthode de description des variétés de Pommiers à cidre. *Ann. Amélior. Plantes*, **5**, 335-443.

LEDENT J. F., 1974. Coefficient alpha, poids sec en surplus, allométrie et croissance des végétaux. *Bull. Acad. r. Belg. Cl. Sci.*, 5e sér., **60** (10), 1 274-1 290.

LOEWEL E. L., SCHANDER H., HILDEBRANDT W., 1957. Undersuchungen zur Entwicklung von Frühselektionsmethoden für die Apfelzüchtung. *Züchter*, suppl. 4, 15.

MATHER K., 1949. *Biometrical genetics*. The study of continuous variation. Methuen and Co. LTD London, 49-50.

TEISSIER G., 1948. La relation d'allométrie, sa signification statistique et biologique. *Biometrics*, **4**, 14-53.

TEISSIER G., 1958. Détermination *a postériori* de la grandeur de référence dans l'étude des phénomènes d'allométrie. *Proc. 11e Intern. Congr. Zool.* London, 631-633.

TEISSIER G., 1960. Relative growth, in « *Physiology of Crustacea* ». Acad. Press, New York, **1**, 537-560.

Ann. Amélior. Plantes, 1978, **28** (1), 127-138.

Note technique

Étude de la variabilité des caractères liés à la qualité du grain chez l'Avoine (*Avena sativa* L.)

D. DHORNE et P. GRIGNAC*

I.N.R.A.-G.E.V.E.S.,
Domaine de la Minière,
78280 Guyancourt
* *Station d'Amélioration des Plantes, I.N.R.A., E.N.S.A.,*
34000 Montpellier

Résumé

La production de grains d'Avoine, qui atteint 2 300 000 tonnes en France, est principalement destinée à l'alimentation animale. Aussi, la valeur nutritionnelle du grain devrait être le critère principal de la qualité. Pour apprécier au mieux cette valeur, trois caractères sont actuellement retenus (en particulier par le Comité technique permanent de la Sélection) :

- le poids individuel du grain,
- la teneur en amande (pourcentage de caryopse par rapport au grain complet revêtu des glumelles),
- la teneur en protéines.

Des opinions divergentes existent entre les auteurs au sujet de ces caractères. Pour les uns, la variabilité entre les cultivars est importante et, malgré une certaine fluctuation due à l'environnement, il est possible d'effectuer un classement valable des variétés. Pour les autres, la fluctuation est trop élevée et dépasse en général la variabilité. Aussi, ces caractères ne peuvent être utilisés pour différencier les variétés.

I. — Étude bibliographique

Sur le poids individuel du grain, GRAFIRES (1956) et MOULE (1956) constatent qu'il existe des différences importantes entre les variétés ce qui permet de les classer d'après la grosseur du grain. Mais la fluctuation, en fonction de l'environnement et surtout des conditions de maturation, masque souvent les différences variétales.

FORSBERG, YOUNGS et SHAND (1974) montrent que le poids individuel des grains présente une fluctuation très importante pour une variété donnée entre les panicules issues d'un même milieu et, pour une panicule, entre les divers épillets. Pour ces auteurs, ce caractère ne permet pas de différencier les variétés.

Au contraire, CLAMOT (1963), MURPHY et FREY (1962) indiquent que le poids individuel du grain est un caractère variétal assez stable. Pour MURPHY et FREY, (1962), il présente une héritabilité élevée et est en relation étroite avec la productivité des variétés.

La teneur en amande (poids du caryopse sur poids de l'ensemble du grain) est considérée comme très soumise aux conditions du milieu par MOULE (1956), WALLACE A.T. et MIDDLETON (1954). Par contre, BROWN et BRADDOCK (1972) montrent que les différences de teneur en amande sont très importantes suivant les variétés et permettent, malgré l'action des conditions de maturation, d'avoir une appréciation sur la qualité nutritionnelle des graines d'une variété.

Sur la teneur en protéines du grain, FORSBERG, YOUNGS et SHANDS (1974) constatent que les conditions du milieu ont une importance supérieure à la variété. Il existe, pour ces auteurs, une liaison négative entre teneur en protéines et rendement ou poids individuel du grain.

A l'opposé, pour POMERANG (1973), la teneur en protéines du grain entier est un caractère suffisamment stable pour classer les variétés et l'héritabilité du caractère est suffisamment élevée pour utiliser en sélection les résultats obtenus sur les lignées des jeunes générations.

Il était donc intéressant de connaître, sur un ensemble de variétés, dans des conditions très différentes de milieu, la variabilité des caractères liés à la qualité nutritionnelle, leur fluctuation et les relations qu'ils présentent soit entre eux, soit avec d'autres caractéristiques variétales, afin de posséder des bases sûres pour le jugement des lignées en sélection et des nouvelles variétés.

II. — Matériel et méthodes

a) *Cultivars*

Les variétés retenues dans cette étude sont soit des variétés très cultivées, soit des variétés récemment inscrites au catalogue officiel français.

— *Variétés de Printemps :*

« Blanche Colombe » — « Borrus » — « Chérie Noire » — « Condor » — « Cravache » — « Flamo » — « Flora » — « Gambo » — « Léanda » — « Mana » — « Maris Oberon » — « Maris Titan » — « Maris Tabard » — « Mostyn » — « Selma » — « Sirène » et « Tarra ».

— *Variétés d'Hiver :*

« Amandine » — « Avoine d'Hiver du Prieuré » — « Crin noir » — « Peniarth ».

Les principales caractéristiques de ces variétés et leur origine génétique sont résumées dans le tableau 1.

TABLEAU I

Principales caractéristiques et origine génétique des variétés

Nom des Cultivars	Couleur des glumelles	Type	Précocité	Productivité	Origine génétique
« Amandine »	gris printemps	demi hiver	demi précoce	bonne	« Avoine du Prieuré » × « Padarn »
« Avoine d'hiver du Prieuré	gris printemps	demi alternatif	demi précoce à demi tardive	assez bonne	« Grise d'hiver » × « Grignonnaise »
« Blanche Colombe » . .	blanche	printemps	demi précoce à demi tardive	bonne	« Flamingskrone » × « Marino »
« Borrus ».	jaune	printemps	demi précoce à demi tardive	bonne	« Phoenix » × « Peragold »
« Chérie noire »	noire	printemps	demi précoce	bonne	« Astor » × (« Garry » × « Ariane »)
« Condor »	blanche	printemps	demi précoce à demi tardive	bonne	« Abed Minor » × « Express »
« Cravache »	noire	printemps	demi précoce	bonne	« Astor » × (« Garry » × « Ariane »)
« Crin noir »	noire	alternatif	précoce à très précoce	très bonne	« La Gaillarde » × « Suregrain »
« Flamo »	noire	printemps	demi précoce à demi tardive	assez bonne	« Flamande » × « Noire de Moyencourt »
« Flora »	jaune	printemps	demi tardive	assez bonne	« Civena » × « Audax »
« Gambo »	blanche	printemps	demi précoce à demi tardive	très bonne	(« Marne » × « Manod ») × « Condor ») × « Marino »
« Leanda »	blanche	printemps	demi précoce à demi tardive	très bonne	« Condor » × « CB 725 »
« Mana »	jaune	printemps	demi précoce	bonne	« Civena » × « Flamande »
« Maris Oberon »	blanche	printemps	demi précoce à demi tardive	très bonne	« Astor » × « Manod »
« Mostyn »	blanche	printemps	demi précoce à demi tardive	bonne	05443 × « Condor »
« Peniarth »	blanche	demi alternatif	demi précoce à demi tardive	bonne	S 172 × (S 147 × 01747/10/7)
« Selma »	blanche	printemps	demi précoce à demi tardive	bonne	« Palu » × « Saxo »
« Sirène »	noire	printemps	précoce	bonne	« Pendek » × « (Bonham » × « Ariane »)
« Tarra »	jaune	printemps	demi précoce	bonne	« Flamingskrone » × « Peragold »

b) *Années d'Étude et Essais retenus*

L'étude s'est déroulée de 1971 à 1976 et a utilisé le réseau d'expérimentation des variétés nouvelles réalisé par le G.E.V.E.S. Les essais n'ayant pas souffert d'accidents culturaux ou de maladies, donnant des rendements moyens comparables à ceux obtenus dans les bonnes conditions de culture et présentant une précision suffisante ont seuls été retenus; aucun prélèvement provenant des autres essais n'était disponible. Nous avons ainsi disposé des récoltes de 64 essais variétaux implantés pour les variétés de Printemps dans la Région parisienne et dans le Nord de la France (48 essais) et, pour les variétés d'hiver, principalement dans le Sud de la France (16 essais). Les conditions des cinq années d'expérimentation, associées aux implantations des essais dans des milieux connus très diversifiés, permettent de bien préciser, sur les caractères étudiés, l'influence du milieu et du cultivar. Toutefois les effets dus aux accidents culturaux ou à l'incidence des maladies n'ont pu être appréciés.

c) *Analyses effectuées*

L'échantillon de grains prélevé à la récolte sur chaque variété représente la moyenne des six répétitions de chaque essai.

L'humidité des grains est homogénéisée par un séjour prolongé en atmosphère sèche jusqu'à ce que la teneur en eau soit stabilisée aux environs de 13 p. cent.

Vingt-cinq grammes par échantillon sont prélevés et nettoyés manuellement de façon à éliminer les débris de paille, les glumes, les grains vides, les corps étrangers.

Vingt grammes de grains propres sont pesés avec une précision de 0,01 g. Sur ces vingt grammes, les premiers et deuxièmes-troisièmes grains sont séparés, comptés et pesés de façon à connaître le pourcentage de premiers grains et de grains d'ordre différent et le poids de mille grains de chacun des types de grains.

Ensuite, dans chaque lot, les grains sont décortiqués et, après pesée des glumelles et caryopses, on obtient la teneur en amande égale au rapport poids de caryopses sur poids du grain entier.

Pour les analyses de poids de mille grains et de teneur en amande ne faisant pas intervenir la séparation des grains d'ordres différents, les opérations sont conduites de la même manière sur les vingt grammes de grains propres.

La détermination de la teneur en protéines brutes est effectuée sur les grains entiers de chaque échantillon selon la méthode Kjehdahl, la teneur en azote étant multipliée par le coefficient 5,7.

III. — Résultats

Les résultats sont présentés caractère par caractère.

1. — *Poids de mille grains*

Le tableau 2*a* donne le classement des variétés d'Avoine de printemps en fonction du poids de mille grains. Les variétés se classent sensiblement de la même manière que nous utilisions l'ensemble des grains ou que nous séparions les grains

TABLEAU 2*a*

Poids de mille grains des différentes variétés de printemps (en g)

	Ensemble des grains	1ers grains	2es-3es grains
« Cravache »	30,15 *a*	37,30 *a*	24,20 *a*
« Chérie noire »	29,80 *a*	36,80 *a*	24,10 *a*
« Blanche Colombe »	29,55 *ab*	36,70 *a*	24,00 *a*
« Maris Oberon »	29,30 *ab*	36,40 *ab*	23,90 *a*
« Maris Tabard »	28,50 *b*	35,20 *b*	23,40 *ab*
« Condor »	28,45 *b*	35,10 *bc*	23,20 *b*
« Gambo »	27,80 *bc*	34,60 *c*	23,00 *b*
« Borrus »	27,50 *bc*	34,30 *c*	21,85 *bc*
« Selma »	27,50 *bc*	34,80 *bc*	22,65 *b*
« Maris Titan »	27,45 *c*	34,70 *c*	22,45 *b*
« Mostyn »	27,40 *c*	33,85 *cd*	22,30 *b*
« Sirène »	27,20 *c*	33,80 *cd*	20,80 *c*
« Tarra »	26,40 *cd*	33,00 *d*	21,30 *bc*
« Flora »	26,40 *cd*	32,90 *d*	21,50 *bc*
« Mana »	26,10 *d*	32,50 *dc*	20,60 *c*
« Leanda »	25,50 *d*	31,70 *e*	20,10 *c*
« Flamo »	23,70 *e*	30,10 *f*	19,45 *c*
Variance Erreur (1) /Moyenne	26,8	13,2	21,6

Les résultats suivis de lettres différentes sont significativement différents (test de DUNCAN au seuil de probabilité P = 0,01).

(1) *Erreur* = (interaction variété × années × essais).

TABLEAU 2*b*

Poids de mille grains des différentes variétés d'hiver (en g)

	Ensemble des grains	1ers grains	2es-3es grains
« Crin noir »	34,4 *a*	39,6 *a*	28,5 *a*
« Amandine »	30,8 *b*	37,8 *b*	24,3 *b*
« Avoine du Prieuré »	28,8 *c*	35,6 *c*	23,2 *bc*
« Peniarth »	27,3 *d*	34,3 *d*	22,3 *c*

Les résultats suivis de lettres différentes sont significativement différents.

d'ordre différent. Par contre, la précision indiquée par le rapport entre la variance de l'erreur (interaction variétés-essais-années) et la moyenne est supérieure lorsqu'on utilise seulement les premiers grains, ce qui permet de distinguer cinq classes de grosseur du grain. L'amplitude des variations du poids de mille grains de l'ensemble des grains est très élevée (variation de 30 g à 23,7 g) pour les cultivars étudiés.

Chez les variétés d'hiver (tabl. 2*b*), les grains sont en général plus gros que ceux des avoines de printemps. Malgré le nombre réduit des variétés étudiées, il est possible de séparer 4 classes de grosseurs différentes de grains. L'examen de l'ensemble des grains de l'épillet donne autant de précision que la détermination sur les grains d'ordre différent.

2. — *Teneur en amande*

Dans le tableau 3*a* nous indiquons le classement des variétés de printemps en fonction de la teneur en amande. Comme pour le poids de mille grains, le classement est peu différent, que nous utilisions l'ensemble des grains de l'épillet ou seulement le premier grain. L'amplitude de la variation sur l'ensemble des grains est importante et permet de séparer 5 à 6 classes différentes. Par contre, sur les premiers grains, l'amplitude est nettement plus faible et seulement 4 classes de teneur en amande se distinguent. Les deuxièmes et troisièmes grains ont toujours une teneur en amande supérieure à celle des premiers grains.

Chez les avoines d'hiver (tabl. 3*b*), le pourcentage de teneur en amande est, en général, supérieur à celui des variétés de printemps. Il est possible de réaliser trois classes de teneur en amande et la séparation des grains suivant leur ordre sur l'épillet n'apporte aucune précision supplémentaire.

TABLEAU 3*a*

Pourcentage de teneur en amande des grains des variétés d'Avoine de printemps

	Ensemble des grains	1ers grains	2es-3es grains
« Selma »	72,4 *a*	70,6 *a*	75,8 *a*
« Flora »	72,4 *a*	70,8 *a*	75,3 *a*
« Chérie noire »	72,0 *a*	70,6 *a*	—
« Mana »	71,8 *ab*	70,7 *a*	75,4 *a*
« Maris Titan »	70,9 *bc*	70,4 *a*	—
« Flamo »	70,8 *bc*	69,6 *b*	74,8 *a*
« Condor »	70,7 *bc*	68,5 *c*	73,4 *b*
« Blanche Colombe »	70,6 *c*	68,4 *c*	73,4 *b*
« Tarra »	70,1 *c*	68,4 *c*	—
« Maris Oberon »	70,1 *c*	68,6 *c*	—
« Mostyn »	70,0 *c*	68,5 *c*	73,4 *b*
« Leanda »	70,0 *c*	68,3 *c*	73,5 *b*
« Maris Tabard »	69,9 *cd*	68,4 *c*	—
« Gambo »	69,6 *d*	68,0 *c*	—
« Cravache »	68,8 *de*	67,8 *c*	—
« Borrus »	68,3 *e*	67,6 *c*	73,1 *b*
« Sirène »	66,7 *f*	65,9 *d*	70,4 *c*
Variance erreur/moyenne	86,4	60,3	80,8

Les résultats suivis de lettres différentes sont significativement différents.

TABLEAU 3*b*

Pourcentage de teneur en amande des grains des variétés d'Avoine d'hiver

	Ensemble des grains	1ers grains	2es-3es grains
« Crin noir »	34,4 *a*	39,6 *a*	28,5 *a*
« Amandine »	30,8 *b*	37,8 *b*	24,3 *b*
« Avoine du Prieuré »	28,8 *c*	35,6 *c*	23,2 *bc*
« Peniarth »	27,3 *d*	34,3 *d*	22,3 *c*

Les résultats suivis de lettres différentes sont significativement différents.

3. — *Teneur en protéines*

Les analyses ont été faites seulement sur l'ensemble des grains. Nous constatons chez les variétés d'hiver et de printemps, des différences importantes et significatives (différence de 1,7 % entre « Maris Oberon » et « Selma »).

TABLEAU 4*a*

Teneur en protéines des grains des Avoines de printemps (Ensemble des grains)

« Maris Oberon ».	11,8 *a*
« Mostyn ».	11,7 *ab*
« Chérie Noire »	11,3 *bc*
« Cravache »	11,2 *c*
« Sirène »	11,2 *c*
« Gambo »	11,1 *c*
« Blanche Colombe »	11,1 *c*
« Borrus »	11,0 *cd*
« Condor »	10,9 *d*
« Flamo »	10,9 *d*
« Mana »	10,9 *d*
« Leanda »	10,8 *de*
« Maris Titan »	10,7 *de*
« Flora »	10,6 *e*
« Maris Tabard »	10,5 *e*
« Tarra »	10,3 *f*
« Selma »	10,1 *f*

TABLEAU 4*b*

Teneur en protéines des grains des Avoines d'hiver (Ensemble des grains)

« Avoine du Prieuré »	11,6 *a*
« Amandine »	11,3 *a*
« Peniarth »	10,6 *b*
« Crin noir »	10,3 *b*

Les résultats suivis de lettres différentes sont significativement différents.

TABLEAU 5

Coefficients de corrélation entre les caractères de qualité pour les variétés étudiées

	Poids de 1 000 grains			Teneur en amande			Teneur en protéines
	Ensemble	1ers grains	2es-3es grains	Ensemble	1ers grains	2es-3es grains	
Poids de 1 000 grains :							
Ensemble	—						
1ers grains	+ 0,974**	—					
2es-3es grains	+ 0,923**	+ 0,935**	—				
Teneur en amande :							
Ensemble	— 0,181	— 0,108	+ 0,182	—			
1ers grains	— 0,190	— 0,114	+ 0,145	+ 0,954**	—		
2es-3es grains	— 0,188	— 0,163	+ 0,163	+ 0,949**	+ 0,975**	—	
Teneur en protéines	+ 0,176	— 0,063	—0,028	— 0,724**	— 0,685 **	— 0,688**	—

(**) Significatif au seuil 1 p. cent.

De plus, lorsqu'on s'adresse à des grains normaux, les fluctuations dues aux essais et aux années sont particulièrement faibles, ce qui permet d'effectuer 6 classes différentes de richesse en protéines chez les Avoines de printemps et deux classes pour les variétés d'hiver.

4. — *Liaisons réciproques entre les caractères liés à la qualité au niveau variétal*

Le tableau 5 donne les coefficients de corrélation entre les caractères pour les variétés étudiées.

Naturellement, nous trouvons des coefficients très élevés, supérieurs à 0,900 pour le même caractère lorsque l'on s'adresse à l'ensemble ou aux grains d'ordre différent. Ces résultats confirment les classements précédents, la distinction entre 1er grain et 2e-3e grains n'apporte pas de renseignements supplémentaires.

Il n'existe pas de liaison nette entre le poids de mille grains et la teneur en amande (ou la teneur en protéines). Par contre, la teneur en protéines est fortement liée, négativement, avec la teneur en amande. Mais la liaison ne serait pas constante; en particulier « Chérie noire » et « Avoine du Prieuré » présentent des teneurs en amande et en protéines très élevées.

5. — *Liaison entre les caractères liés à la qualité au niveau des essais*

L'étude des coefficients de corrélation entre les caractères pris au niveau des essais permet d'éliminer l'action de la variété et de connaître ainsi les relations en fonction des conditions du milieu.

TABLEAU 6

Coefficients de corrélation entre les caractères de qualité pour les essais étudiés

	Poids de 1 000 grains	Teneur en amande
Poids de 1 000 grains	—	
Teneur en amande	+ 0,423**	—
Teneur en protéines	— 0,435**	— 0,057

** Significatif au seuil 1 p. cent.

Nous n'avons fait figurer, dans le tableau 6, que les coefficients de corrélation entre caractères déterminés sur l'ensemble des grains.

Le poids de mille grains a une action déterminante, d'un essai à l'autre, sur les fluctuations de la teneur en amande et de la richesse en protéines pour un groupe de variétés.

Les conditions du milieu qui améliorent le poids de 1 000 grains entraînent une augmentation de la teneur en amande et une diminution de la richesse en protéines.

6. — *Liaisons entre les caractères liés à la qualité et certains caractères agronomiques des variétés*

Le tableau 7 résume les résultats obtenus dans cette étude; les caractères étant exprimés au niveau soit des essais, soit des variétés.

— Au niveau des essais, les coefficients élevés entre rendement ou hauteur des plantes d'une part, et poids de 1 000 grains ou teneur en amande, d'autre part, traduisent l'action des conditions du milieu qui jouent dans le même sens pour les

TABLEAU 7

Coefficients de corrélation entre caractères liés à la qualité et certains caractères agronomiques

	Rendement		Fertilité de la Panicule		Hauteur des Chaumes	
	Essais	Variétés	Essais	Variétés	Essais	Variétés
Poids de 1 000 grains	+ 0,568**	+ 0,092	— 0,065	— 0,308**	+ 0,415**	+ 0,105
Teneur en amande . .	+ 0,352**	+ 0,106	— 0,025	— 0,065	+ 0,372**	+ 0,026
Teneur en protéines. .	— 0,386**	— 0,212**	+ 0,112	— 0,015	— 0,230**	+ 0,037

quatre caractères. Un milieu favorable, permettant d'obtenir un rendement élevé et des plantes bien développées, provoque également une augmentation du poids individuel du grain et de la teneur en amande.

— Au niveau des variétés, on constate une liaison négative entre la teneur en protéines du grain et le rendement. Par contre, le poids de 1 000 grains n'intervient pas sur les possibilités de rendement d'une variété. Il est gênant pour le sélectionneur, de constater que deux des composantes du rendement, fertilité de la panicule et poids de 1 000 grains, présentent un coefficient de corrélation négatif et hautement significatif.

Enfin, la hauteur de la variété n'est pas liée avec les caractères étudiés.

IV. — Discussion

Les trois caractères composant la qualité du grain d'Avoine, malgré les fluctuations importantes dues au milieu, peuvent être considérés comme des caractéristiques variétales qui méritent d'être prises en considération :

— Les différences entre les variétés étudiées sont en effet considérables; nous trouvons des résultats, pour le poids individuel du grain, similaires à ceux indiqués par CLAMOT, MURPHY et FREY, qui considèrent ce caractère comme assez stable en absence d'accident. Par contre, contrairement à l'opinion des deux derniers auteurs, il n'y aurait pas de relations, pour les variétés étudiées, entre le rendement et le poids de 1 000 grains. Ce fait semble dû à la liaison négative entre le poids de 1 000 grains et la fertilité de la panicule, les deux caractères étant des composantes du rendement.

— La teneur en amande permet également de différencier les variétés et de donner une appréciation sur la valeur nutritionnelle des grains d'une variété donnée. Mais cette appréciation est faussée par la liaison négative et élevée entre la teneur en amande et la teneur en protéines. Cette relation complique le travail du sélectionneur. Néanmoins, chez certaines variétés telles « Avoine du Prieuré » ou « Chérie noire », cette liaison a été rompue. Il est donc possible d'associer les teneurs élevées en amande et en protéines sur la même variété.

— La teneur en protéines du grain est également suffisamment différente entre les variétés, malgré les fluctuations dues aux conditions du milieu, pour permettre un classement variétal. Nous retrouvons donc des résultats voisins de ceux de POMERANZ. De même, les liaisons négatives entre rendement et teneur en protéines avaient déjà été signalées par FORSBERG, YOUNGS et SHANDS. Chez de nombreuses céréales, également, le fait est souvent constaté.

— La séparation des grains suivant leur ordre dans l'épillet ne présente pas d'intérêt pour la détermination du poids de 1 000 grains et de la teneur en amande. Le classement des variétés demeure sensiblement le même et on n'obtient pas une précision supérieure à celle que donnent les déterminations sur l'ensemble des grains, sauf en ce qui concerne le poids du premier grain de l'épillet.

Conclusion

Malgré les conditions d'expérimentation très différentes dues aux caractéristiques climatiques des diverses années et aux milieux particuliers où étaient situés les essais, le poids de 1 000 grains, la teneur en amande et la teneur en protéines du grain sont des caractères assez stables pour différencier et caractériser les variétés d'Avoine d'hiver et de printemps. Il est donc correct de les utiliser pour déterminer la valeur d'utilisation du grain d'une variété donnée.

La séparation des grains suivant leur ordre dans l'épillet ne paraît pas apporter une précision supérieure à celle donnée par l'ensemble des grains.

Il existe une liaison négative entre la teneur en amande et la teneur en protéines et entre ce dernier caractère et le rendement. Mais ces relations sont nettement moins étroites que chez les autres céréales, ce qui permet d'espérer la possibilité d'associer ces caractères dans une même lignée.

Reçu pour publication en juin 1977.

Remerciements

Nos remerciements s'adressent tout particulièrement à la Direction du G.E.V.E.S. et à l'équipe chargée de l'expérimentation qui nous ont permis de disposer des données de base nécessaires à cette étude.

Summary

Variability of characteristics linked to the grain quality in Oats

Nineteen spring and winter oat varieties, registered on the French list have been studied for thousand grains' weight, caryopsis percentage and protein content of their corn in different locations and in different years.

Despite great difference between agricultural and climatic conditions of years and locations

experienced, the three characteristics have shown a sufficient stability (inside a variety) and a sufficient variability (between varieties) to be considered as good criteria to classify the oat varieties for the quality of their corns.

The study of these characteristics at the spikelet level has not given a better accuracy at the classification of the varieties than the study made with a bulk of grain.

There is a negative correlation between caryopsis percentage and protein content and between protein content and yield but these correlations do not look as close as they look in other cereals and it seems possible to associate this characteristics at a good degree in a same variety.

Références bibliographiques

BROWN C. M., CRADDOCK J. C., 1972. Oil content and groat weight of entries in the world oat collection, *Crop Sci.*, **12**, 514-515.

CLAMOT P., 1963. Contribution à l'étude du rendement et de ses composantes chez l'Avoine. *Bull. Rech. agron. Gembloux* H.S., **2**, (1), 19-37.

DEGRAS L., 1964. Analyse du rendement et sélection pour la productivité. Recherches chez l'Avoine de printemps. *Ann. Amélior. Plantes.* **14**, (3), 261-268.

FORSBERG R. A., YOUNGS V. L. and SHANDS M. L., 1974. Correlations among chemical and agronomic characteristics in certain oat cultivars and selections. *Crop Sci.*, **14**, (2), 221-224.

FRIEDBERG Renée, 1942. *Les Avoines cultivées en France.* Stat. et Labo. Rech. agron., Paris, 170 p.

GRAFIUS J. E., 1956. The relationship of stand to panicles per plant and per unit area in oats. *Agron. J.*, **48**, 460-462.

MOULE C., 1956. *Les variétés d'Avoine cultivées en France*, I.N.R.A., Paris, 403 p.

MURPHY C. F., FREY K. J., 1962. Inheritance and heritability of seed weight and its components in oats. *Crop Sci.*, **2**, (6), 509-512.

POMERANZ Y., 1963. A review of proteins of Barley, Oats and Buckwheat. — *Cereal Sci. Today*, **18**, 310-315.

WALLACE A. T., *et al.*, 1954. Genotypic variances and covariances of six quantitative characters in oats. *Agron. J.*, **46**, 484-486.

Ann. Amélior. Plantes, 1978, **28**, 139-140.

Informations

Le troisième Congrès EUCARPIA consacré à la Génétique et à l'Amélioration du Piment s'est tenu du 5 au 8 juillet 1977 à la Station d'Amélioration des Plantes Maraîchères de Montfavet.

Le compte-rendu de ce Congrès est maintenant disponible à l'adresse suivante :

— Monsieur E. POCHARD,
Station d'Amélioration des Plantes Maraîchères
I.N.R.A., Domaine Saint Maurice
84140 Montfavet (France).

Au prix de 50 F.

Cette brochure, de 312 pages, comporte le texte complet de 34 communications données en français ou en anglais, un résumé anglais accompagnant chacun des exposés. Le titre de cet ouvrage est : « CAPSICUM 77 ».

Report of the EUCARPIA meeting, Avignon-Montfavet, 5-8 July 1977

Meeting of the working group " Capsicum "

The third EUCARPIA meeting on « « CAPSICUM GENETICS AND BREEDING », was held at the I.N.R.A. Vegetable Breeding Station, Montfavet-Avignon, 5-8 July 1977. Sixty one persons from fourteen countries attended and thirty communications were given.

Special emphasis was given to two subjects: Cytogenetics and disease resistance systems.

Recent progress in the Taxonomy of the genus *Capsicum* (conference by Prof. W. H. ESHBAUGH) are of special importance to plant breeders, since many useful genes or gene combinations are to be found in the species related to *C. annuum*, mainly *C. chinense* and *C. baccatum*. The wild forms of *C. annuum* do show a remarkable variability in the karyotype structure and could be interesting bridges between the cultivated species which are not easily hybridized (Prof. B. PICKERSGILL).

Grafting experiences by Prof. Y. OHTA tend to show that direct gene transfer from one genotype to another is possible in certain circumstances.

The sudden extension of severe diseases has recently been recorded (new strains of TMV in the Netherlands, PVY in France, *Phytophthora capsici* in many countries). Promising results are already in hand but the great variability found among the three pathogens entails the necessity of a complex strategy in order to ensure durable resistance.

Among the other results achieved, we noticed the effectiveness of mutagenesis for the increasing of genetical variability, the use of different male sterility systems for F_1 seed production, and the search for better adaptation to cool conditions.

It was agreed that new attempts should be made in the search for new sources of resistance, especially with regard to virus diseases. A continuous effort is needed in the constructing of the chromosome map. To facilitate this task, eleven out of the twelve primary trimosics are available at the Montfavet Vegetable Breeding Station and will be sent on request.

A complete report of the communications given at the meeting is available at the following address:

— M. E. POCHARD,
Station d'Amélioration des Plantes Maraîchères
I.N.R.A., Domaine Saint Maurice
84140 Montfavet (France).

Price : 50 F.

Preliminary Announcement

Thirteenth International Botanical Congress

Sydney, Australia. 21-28th August, 1981

The Programme will consist of 12 sections — molecular, metabolic, cellular and structural, developmental, environmental, community, genetic, systematic and evolutionary, fungal, aquatic, historical, and applied botany. There will be plenary sessions, sympasia, and sessions for submitted contributions (papers and posters). Chairman of the Programme Committee: — Dr. L. T. Evans.

Field Trips will include visits to arid and semi-arid regions, eucalypt forest, rain forest, heath, coasta vegetation (e.g. Great Barrier Reef, mangroves) etc., and specialis ttrips. Chairman of the Field Trips Committee: — Prof. L. D. Pryor.

First Circular, containing details, will be mailed in August, 1979. Send your name and full address, preferably on a postcard, to ensure your inclusion on the mailing list.

Enquiries should be sent to the Executive Secretary, Dr. W. J. Cram.

Congress address — 13th I.B.C., University of Sydney, N.S.W. 2006, Australia.

Sponsored by the Australian Academy of Science.

RECOMMANDATIONS AUX AUTEURS

Le manuscrit doit être dactylographié sur papier format 21 × 29,7, avec un double interligne, au recto seulement. Chaque page sera numérotée et des feuilles *séparées* seront utilisées pour les références bibliographiques, les tableaux, les légendes des figures et graphiques, etc.

Au début de chaque mémoire, on indiquera : — *le titre du mémoire ;* il ne devra pas comporter d'abréviations ni de formules chimiques (sauf pour les isotopes); — *le nom des auteurs*, précédé des initiales du prénom pour les hommes, du prénom complet pour les femmes; — *le nom des techniciens* ayant collaboré à l'étude relatée, précédé de la mention : avec la collaboration technique de...; *le nom de l'établissement*, dans lequel ont été effectuées les recherches et son adresse.

Les mémoires seront rédigés, autant que possible, d'après le plan ci-dessous :

a) *résumé* (250 mots max.) suffisamment précis pour que sa lecture renseigne sur la nature du travail et son importance; b) *introduction* dans laquelle on indique l'objet des recherches entreprises en relation avec les travaux déjà effectués dans le domaine; c) *techeique expérimentales et matériels utilisés*, en donnant, sous une forme concise, tous les détails nécessaires pour que le lecteur puisse répéter les expériences; d) *résultats*, à présenter de la manière la plus brève possible; e) *discussion* et *conclusion ;* f) *titre et résumé* en anglais ou destiné à être traduit en anglais comportant une analyse *complète* de l'article; g) *remerciements* pour les collaborations, les fonds, les dons...; h) *références bibliographiques*.

Les travaux originaux en anglais doivent présenter la même composition que les mémoires rédigés en français, mais ils comportent obligatoirement un résumé français *très complet*. Les figures, graphiques, tableaux et photographies seront sous-titrés en français.

Pour les autres documents (notes, mises au point, revues, rapports, etc.), l'auteur devra suivre un plan logique et le mettre en évidence par une titration appropriée.

Les références bibliographiques doivent être citées dans le texte de la manière suivante : (Dupont et Duval, 1954). Lorsque la référence comporte plus de trois auteurs, seul le premier sera mentionné, suivi de *et al.* A la fin de l'article, les références constituant la bibliographie doivent être citées par ordre alphabétique des noms d'auteurs, et par ordre de dates pour un même auteur.

Pour les articles : le (s) nom (s) de (s) auteur (s) suivi (s) des initiales du (des) prénom (s); la date de parution de l'article; le titre de l'article (dans la langue originale pour l'allemand, l'anglais, l'italien, l'espagnol et en français dans tous les autres cas, avec indication entre parenthèses de la langue d'origine, sauf si l'auteur étranger a sous-titré dans l'une des quatre langues mentionnées) : le titre du périodique en abrégé, selon la *World List of Scientific Periodicals*, ou le *Bulletin Signalétique du C.N.R.S. ;* le volume, la première et la dernière page de l'article.

Pour les ouvrages : le nom de l'auteur avec les initiales du prénom; la date de l'édition; le titre complet de l'ouvrage dans la langue originale, sans abréviations (pour les langues utilisant des alphabets autres que l'alphabet latin, la traduction du titre sera donnée entre parenthèses, avec mention de la langue d'origine); le volume; la première et la dernière page du paragraphe se rapportant aux résultats discutés, et, si l'on cite l'ouvrage en entier, le nombre de volumes et le nombre total de pages; le numéro de l'édition s'il y en a plusieurs; le nom de l'éditeur; le lieu de l'édition. Si l'ouvrage est collectif, on indiquera en plus le nom de l'auteur du chapitre cité, le nom des rédacteurs principaux, précédé de la mention « in », le titre de l'ouvrage.

La mention de « communications personnelles » ou « données non publiées » etc. doit être faite entre parenthèses. Lorsque l'auteur a relevé une référence dans une revue d' « Abstracts », le mentionner à la fin de la référence, entre parenthèses.

Les tableaux, dessins, graphiques, cartes, photographies, doivent être fournis à part. Les tableaux et figures doivent faire l'objet de deux numérotations distinctes, en chiffres arabes l'une et l'autre.

Les auteurs peuvent disposer leurs tableaux soit dans le sens de la largeur de la revue, soit dans le sens de la longueur. Dans le sens de la largeur, le total des signes et des espaces disponibles est de 100. Dans le sens de la longueur, il est de 155. Les tableaux en longueur, c'est-à-dire ceux pouvant disposer de 155 signes, ne seront admis que s'ils comprennent plus de 8 lignes de chiffres, de manière qu'une page entière de la revue ne soit pas occupée par un tableau très long et très étroit. Les graphiques ne doivent pas faire double emploi avec les tableaux.

Les légendes et les énoncés des graphiques et dessins doivent être dactylographiés sur une même feuille séparée et porter les numéros des figures.

Les graphiques, schémas, cartes, dessins d'appareils seront envoyés soit *à l'état définitif* soit *à l'état de projets*, leur exécution définitive étant confiée au Bureau de Dessin de l'I.N.R.A. Seules deux réductions à l'impression sont admises : *soit* × 0,5, *soit* × 0,25.

Il est rappelé que le format utile des *Annales* est : 12,5 × 19 cm; ces dimensions ne doivent pas être dépassées.

Photographies : Il est recommandé de fournir des épreuves bien contrastées sur papier blanc, et de préférence en format 9 × 12. Si les photographies doivent être associées pour constituer des planches, on adoptera les normes suivantes : 2 photos : 9 × 12; 4 photos : 9 × 5,5; 6 photos : 5,5 × 5,5. Dans ce cas, chaque photo devra porter un numéro en chiffres arabes visible après clichage.

Les légendes des photographies doivent être dactylographiées sur une même feuille séparée et porter les numéros des figures.

Il est demandé d'indiquer sur le manuscrit, dans la marge, en regard du texte, l'emplacement souhaité des tableaux et figures.

Envoi du manuscrit : M. Rives, I.N.R.A., 11, rue Jean-Nicot 75007 Paris, France. On demande trois exemplaires (illustrations comprises).

Correction des épreuves : les épreuves que les auteurs recevront à corriger sont à retourner, après correction à Mme Mandon, Station de Génétique et d'Amélioration des Plantes, C.N.R.A., route de St-Cyr, 78000 Versailles.

Le Directeur de la publication : M.-L. CAGNAC

F.D. Imprimerie Alençonnaise, rue Édouard-Belin, 61002 Alençon

Dépôt légal : 2e trimestre 1978. N° d'impression : 90069

CPPAP n° 26633

annales de l'amélioration des plantes

MINISTÈRE DE L'AGRICULTURE
I. N. R. A.
Centre de Recherches de RENNES
STATION D'AMÉLIORATION DES PLANTES
B.P. 29 - 35650 LE RHEU
Tél. : (99) 00.71.92

Bimestriel

1978

Vol. 28 - N° 2

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

Reproduction, même partielle, interdite sans autorisation des auteurs
et de l'Institut national de la Recherche agronomique
à l'exception des résumés

Ann. Amélior. Plantes, 1978, **28** (2), 141-148.

Quelques réflexions sur les modèles actuels de la génétique quantitative et sur leur place en amélioration des plantes

A. GALLAIS

Station d'Amélioration des Plantes fourragères, I.N.R.A., 86600 Lusignan

Résumé

Dans cette note nous faisons ressortir certaines caractéristiques des modèles actuels de la génétique quantitative. S'ils sont simples, ils s'éloignent trop de la réalité, mais s'ils tendent à représenter la réalité, ils deviennent trop complexes, avec trop de paramètres, pour être utilisables. La puissance d'analyse des modèles apparaît en général assez faible. Cependant, pour la théorie de la sélection et de la création de variétés, les modèles même simplifiés de la Génétique quantitative peuvent être très utiles par leur valeur de prévision.

Les modèles actuels de la génétique quantitative

Simples ils sont « irréalistes », « réalistes » ils sont trop complexes.

A partir de génotypes réduits à un locus, indépendants entre eux (pas de compétition) et appartenant à une population panmictique, FISHER (1918) a défini la valeur additive d'un gène comme sa valeur moyenne en combinaison avec les autres gènes allèles. La dominance est alors définie comme un résidu (qui est même minimisé) de la valeur génotypique non expliquée par l'additivité des effets des gènes. *Les effets ainsi définis sont purement statistiques* et correspondent *aux effets principaux et à l'interaction* d'une expérience à deux facteurs. Ici les facteurs sont les gamètes mâles et femelles, les niveaux sont les différents allèles d'un même gène.

A chaque effet est associée une variance. Ces variances apparaissent dans l'expression des covariances (ou corrélations) entre apparentés dans les populations panmictiques qui peuvent être utilisées pour mesurer la ressemblance entre apparentés.

(*) Note rédigée à l'occasion du Colloque du Département d'Amélioration des Plantes, La Grande Motte, 23-28 octobre 1977.

Ce modèle simple s'étend facilement à plusieurs loci indépendants (équilibre de linkage et absence d'épistasie) par simple sommation des effets des différents loci sans augmentation du nombre de statistiques de 2e degré. Cette opération peut heurter le biologiste, pourtant, avec les hypothèses faites, elle est parfaitement justifiée. *L'irréalisme du modèle* vient des hypothèses d'absence d'épistasie et d'équilibre de linkage. De plus, il ne permet pas l'étude des populations consanguines.

L'hypothèse d'absence d'épistasie a été levée par COCKERHAM (1954) pour les populations panmictiques en équilibre de linkage. Mais le nombre de paramètres augmente très vite avec le degré de l'épistasie. En limitant l'épistasie aux paires de loci, il faut déjà 5 paramètres pour caractériser la variance ou les covariances entre apparentés dans les populations panmictiques.

La généralisation de la relation d'identité par GILLOIS (1964) a permis l'étude des covariances entre apparentés dans les populations consanguines (mais dérivant d'une population panmictique en équilibre de linkage). En l'absence d'épistasie, il faut là encore 5 paramètres pour l'expression théorique des covariances entre apparentés. Avec épistasie limitée aux paires de loci, on passe à plus de 20 paramètres. La levée de l'hypothèse d'équilibre de linkage (GALLAIS, 1974) augmente encore considérablement le nombre de paramètres si l'on ne fait pas d'hypothèses sur la nature de l'épistasie. Il en est de même pour la suppression de l'hypothèse d'absence d'interaction entre individus (GALLAIS, 1976).

Ainsi partant du modèle « irréaliste » de FISHER, la théorie conduit à un *nombre trop important de paramètres* pour qu'ils soient estimables avec une certaine précision. La recherche d'un plus grand réalisme débouche sur des modèles inutilisables pour l'analyse de la nature des effets génétiques. Ainsi le généticien est conduit à décrire ce qu'il observe avec un modèle simple ou simplifié dont il lui sera souvent difficile de savoir si les hypothèses sont justifiées. Il sera donc difficile, et *dangereux pour l'analyse*, de donner une signification génétique aux paramètres estimés, même si le degré d'explication est très fort (exemple : dans un certain intervalle, une parabole peut très bien s'ajuster à une droite).

Certaines analyses n'arrivent d'ailleurs à avoir un sens génétique qu'au prix de nombreuses hypothèses. L'analyse diallèle de HAYMAN (1954) en est un bel exemple, avec une hypothèse sinon impossible (du moins très difficile) à réaliser biologiquement (celle de la distribution indépendante des gènes entre les parents). Dans une telle situation, l'obtention de résultats cohérents avec la théorie ne peut pas être une preuve de la réalité du modèle. Il est même surprenant qu'une telle analyse ait eue autant de succès auprès des biologistes. Pourquoi? Sans doute parce qu'*elle donnait l'illusion d'approcher la réalité*. Mais qu'a-t-elle apporté d'utile pour le sélectionneur?...

La « relativité » des paramètres de la génétique quantitative

Tous les effets introduits par la génétique quantitative (additivité, dominance, épistasie) sont définis de façon statistique de telle sorte que les effets d'ordre supérieur sont toujours minimisés. Ces effets sont *dépendants de la fréquence des gènes*, et *sont liés à la population étudiée*, pour le cas où l'on est en modèle aléatoire (étude des variances). Des études ont été développées pour des situations à effets fixes (cas de l'analyse diallèle de HAYMAN) et en ce cas elles ne permettent de conclure que pour le matériel présent dans l'expérience.

L'analyse des effets en modèle aléatoire est très fréquente. Elle est à la base

de l'estimation de l'héritabilité. S'il n'y a pas de problème pour l'héritabilité au sens large (variance génotypique /variance phénotypique) — qui ne devrait d'ailleurs pas s'appeler ainsi — il est par contre difficile de parler d'héritabilité au sens étroit (variance additive /variance phénotypique), puisque la variance additive ne sera estimable qu'au prix d'hypothèses très restrictives. Mais, même dans le premier cas, le sélectionneur semble souvent oublier que *l'héritabilité est une caractéristique d'une population.* Il est classique de parler d'héritabilité de façon très générale sans référence à la nature du matériel, ce qui est une erreur.

Cette « erreur » vient d'un problème de terminologie. *A l'illusion des estimations s'ajoute donc une illusion due au langage.* La même situation se retrouve avec la dominance ou l'épistasie. Pourquoi parler de dominance alors que cette dominance statistique n'a qu'un lointain rapport avec la dominance définie en génétique formelle? Il vaudrait donc mieux *conserver le langage statistique* et parler de déviations dues à l'additivité ou d'interactions entre gènes. Cela rappellerait mieux l'origine statistique des effets et inviterait plus à la prudence. En statistique ne pas mettre en évidence un effet ne signifie pas qu'il n'existe pas; de plus les risques de biais dans les estimations, de confusion d'effets sont bien connus.

Valeur analytique et valeur prédictive des modèles

1. — *Les modèles génétiques même restrictifs sont efficaces pour la prévision*

Les hypothèses restrictives qu'il est nécessaire de faire pour l'analyse de la nature de la variabilité génétique d'un caractère quantitatif limitent fortement la valeur d'analyse d'un modèle, d'autant qu'il est souvent difficile, voire impossible de tester la validité de certaines hypothèses. Cependant pour éclairer une direction de travail à approfondir avec d'autres outils, il est possible de comparer les degrés d'explication de différents modèles. A la limite, *cette approche devient purement statistique :* il est possible de rechercher parmi tous les paramètres connus ou imaginables ceux qui expliqueront le mieux les faits observés.

Il faut remarquer que, *lorsqu'il y a beaucoup de paramètres, ceux-ci sont très interdépendants* (*) et il semble donc logique qu'un nombre réduit de paramètres puisse expliquer les résultats. Mais il sera impossible ou osé de donner une signification biologique aux paramètres estimés. Avec une telle approche, *les modèles perdent leur valeur d'analyse mais prennent une valeur de prévision* qui servira dans la théorie de la sélection (nous avons déjà signalé qu'une parabole peut très bien s'ajuster à une droite dans un intervalle donné). D'ailleurs, en biologie, *la simplification* (**) *qui fait perdre la valeur d'analyse est souvent nécessaire pour la prévision.*

L'analyse de la nature de la variance génétique dans les populations panmictiques semble montrer qu'il y a beaucoup d'additivité. Il est possible de discuter la signification de ce résultat, mais ce qui est important pour la théorie de la sélection, c'est qu'il y ait une *relation « linéaire » entre la covariance entre apparentés et le coefficient de parenté* (ce qui est bien constaté). Il est ainsi possible de prévoir à partir de la covariance parent-enfant de la sélection massale, la covariance entre demi-frères qui explique le progrès pour une sélection sur l'aptitude générale à la combinaison.

(*) Mais une approche probabiliste directe avec des paramètres indépendants et en nombre limité ne semble pas possible, si l'on ne veut pas perdre en généralité.

(**) Par définition un modèle est toujours une simplification de la réalité.

Un apport d'ailleurs assez important des modèles de la génétique quantitative se situe au niveau *des équations de prévision de la valeur des variétés* (hybrides, variétés synthétiques). Celles-ci sont construites à partir d'un modèle simplifié, et pourtant *elles se révèlent souvent efficaces*. Cette situation est sans doute encore due à une très forte interdépendance entre les coefficients des effets génétiques du modèle « un locus » et les coefficients liés à des modèles plus complexes.

D'une façon plus générale, les raisonnements faits avec des modèles simplifiés par exemple sur l'utilisation de la dominance ou de l'épistasie, sur le rôle du linkage, sur l'effet de la compétition, se sont souvent vérifiés. Encore une fois, cela ne prouve rien quant à la valeur analytique du modèle, mais souligne sa valeur de prévision. Il faut d'ailleurs souligner que même pour des situations complexes, *le nombre de paramètres pour les moyennes est toujours assez faible ;* il n'y a que pour les variances et covariances que le nombre de paramètres augmente de façon exponentielle avec la complexité. Ainsi, à partir des études sur les moyennes et les variances avec déséquilibre de linkage et épistasie, il est possible de prévoir que la meilleure variété hybride ne sera pas toujours un hybride simple ce qui semble vérifié (SCHNELL, 1975).

Cette efficacité des modèles simplifiés pour la prévision, dits « irréalistes » *a priori*, peut amener à se poser des questions sur la structure et le fonctionnement des unités en cause. D'un certain point de vue à trouver, *peut-être ne sont-ils pas si irréalistes que cela?*

2. — *Le désaccord entre ce qui est prévu et ce qui est observé peut être très enrichissant*

Dans les populations à fécondation croisée, non déjà fortement sélectionnées, l'analyse de la variabilité fait très souvent apparaître *une additivité très grande des apports génétiques* (BREESE, HAYWARD, 1972; MOLL, STUBER, 1974). Il est possible d'y rechercher une cause statistique. Mais, dans des expériences assez précises, cette absence d'aptitude spécifique à la combinaison coexiste avec une dépression de consanguinité forte mais aussi variable. Nous avons nous-mêmemontré cela sur Luzerne (GALLAIS, 1977b). De plus d'autres expériences montrent l'absence de corrélation entre valeur en autofécondation et valeur en croisement, malgré une forte A.G.C.*. *De telles situations ne sont pas compatibles avec les modèles classiques.*

Mais cette différence entre ce qui est observé et ce qui est attendu est assez enrichissante. Elle montre d'abord que *la valeur de prévision d'un modèle dépend du système de croisement.* Puis, elle conduit à une réflexion sur la *structuration et le fonctionnement du génome sous l'action de la sélection naturelle :* organisation en linkats (avec maximisation de l'additivité entre linkats par intégration de l'épistasie et de la dominance) de telle sorte que le fonctionnement des gènes, et même la régulation de la recombinaison, soient différents en croisement (entre non apparentés) et en consanguinité. C'est un des aspects du processus de linéarisation des écosystèmes discuté par PATTEN, 1975 (RIVES, 1977). Comment intégrer cela dans des modèles ? On peut aussi se demander si cette structure probable en linkats ne rend pas plus « réels » les modèles simplifiés utilisés (l'unité de segrégation n'est plus le gène mais le linkat, DEMARLY, 1977), d'où une autre raison, complémentaire des précédentes, à la base de leur valeur de prévision.

(*) Aptitude Générale à la Combinaison.

La place de la génétique quantitative en amélioration des plantes

La Génétique quantitative apparaît comme un outil indispensable pour l'Amélioration des Plantes (ce qui est un peu en opposition avec ce qu'ont écrit JACQUARD et SERRE, 1977). Comme les exemples précédents le prouvent, ce ne sera pas pour analyser les effets génétiques, mais plutôt pour prévoir, pour agir, pour donner des règles d'action au sélectionneur (avec certains risques, bien sûr). Le problème de la pratique de *l'amélioration des plantes est avant tout un problème de prévision.* La génétique quantitative servira donc à construire des modèles de prévision, avec un *large recours à l'outil statistique.*

Il est permis de se demander si l'analyse de la nature des effets génétiques est nécessaire pour justifier le choix d'une méthode de sélection. Le phénomène d'hétérosis est connu depuis très longtemps; il reste toujours assez mal expliqué, mais cela n'empêche pas le sélectionneur de créer des variétés hybrides apportant un progrès. Ce qui semble important, c'est l'estimation de certains paramètres assez accessibles au sélectionneur et qui ne sont pas basés sur des modèles génétiques simplifiés (importance des aptitudes à la combinaison, dépression moyenne de consanguinité, valeur en autofécondation). A partir des modèles de prévision cela revient à estimer les paramètres du modèle pour le matériel étudié; ces estimations, auxquelles il sera difficile, voire dangereux, de donner une signification génétique devront permettre de choisir les méthodes apportant le progrès génétique le plus important, par unité de temps ou de moyens. Toutefois, il est certain que les progrès dans la connaissance de la structure et du fonctionnement du génome, par d'autres outils que la Génétique quantitative, permettraient peut-être d'avoir des modèles de prévision plus efficaces.

Il faut alors développer une théorie de la sélection et de la création de variétés, et ce n'est qu'à certains niveaux qu'interviendra la Génétique quantitative. Pour créer des variétés, le sélectionneur doit avoir recours à un ensemble d'opérateurs de transformation ou systèmes de manipulations génétiques. Ceux-ci peuvent se résumer en deux grandes catégories : *les opérateurs « test »* et *les opérateurs reproduction des unités sélectionnées* (GALLAIS, 1977a). Dans la première catégorie se pose le *problème de la correspondance entre phénotype et génotype.* C'est à ce niveau que les recherches physiologiques sur des points clés du fonctionnement de la plante pourront avoir des conséquences importantes. Cela conduira à de nouveaux caractères qui seront à intégrer dans *un index de sélection.* Mais ces recherches ne changeront en rien les principes statistico-génétiques de la sélection et de la création de variétés. Au niveau de l'application, de l'enchaînement des différentes opérations de manipulation des génotypes et de leur optimisation, *l'amélioration des plantes reste essentiellement probabiliste.*

Par le simple recours à l'outil statistique, il est possible, de définir le progrès par cycle de sélection (en fonction de paramètres accessibles au sélectionneur) sans référence à la Génétique quantitative au sens strict. On est ainsi conduit à définir une *héritabilité par système de reproduction ;* le paramètre confus, impossible à estimer, d'héritabilité au sens étroit disparaît. A ce niveau, la génétique quantitative intervient habituellement, pour l'établissement de liaisons entre différents paramètres (covariances entre apparentés, par exemple). Nous avons déjà signalé que ces liaisons peuvent s'introduire de façon seulement statistique, sans hypothèse génétique.

Pour prévoir la réponse à la sélection sur plusieurs cycles, la génétique quanti-

tative classique introduit *l'hypothèse d'un grand nombre de gènes à effets faibles chacun* (ce qui contribue à donner aux modèles un élément d'irréalisme de plus). Mais, là encore il serait possible de rester dans le domaine statistique et de se donner une loi sur l'évolution de la variance. D'ailleurs, certaines méthodes de sélection permettent de réestimer à chaque cycle les paramètres génétiques, et, en ce cas, il n'y a aucune hypothèse à faire, autre que celle de la normalité de distribution. Enfin, il faut remarquer que les études expérimentales de la réponse à la sélection montrent en général, pour les expériences bien réalisées (pour éviter une dérive importante, ou une consanguinité rapide), un assez bon accord entre le progrès prévu et le progrès observé, sur plusieurs cycles de sélection. De plus, la variance ne semble pas diminuer sur plusieurs cycles, ce qui peut amener à se poser des questions sur son origine.

Une contribution importante de la génétique quantitative reste au *niveau des équations de prévision* de la valeur de différents types de variétés (hybrides, variétés synthétiques) en fonction de performances liées aux parents. Ainsi par exemple, elles ont permis de relier l'aptitude générale à la synthèse, difficile à estimer directement, à l'aptitude générale à la combinaison et à la valeur en autofécondation, valeurs assez faciles à estimer par le sélectionneur.

Enfin, compte tenu de la valeur de prévision des modèles de la Génétique quantitative, à condition qu'ils aient été suffisamment développés, *les raisonnements de la Génétique quantitative serviront toujours de guide* pour trouver la méthode de sélection, ou pour en préciser les modalités d'application, prenant en considération tel ou tel effet.

Conclusions

Les modèles actuels de la Génétique quantitative n'ont de sens que pour la prévision. Pour formuler d'autres modèles, plus réels, avec le souci de diminuer le nombre de paramètres pour les situations les plus complexes, le mathématicien a besoin de plus d'information de la part du biologiste. Le problème est de passer du plan des gènes au plan des caractères, avec moins de paramètres que les modèles actuels. Est-ce possible? Si oui, la valeur de prévision de modèles d'une autre nature que les modèles actuels, sera-t-elle aussi bonne que celle de ces derniers? Il faut développer des études dans cette direction pour répondre aux deux questions posées. Mais, en attendant les modèles actuels de la Génétique quantitative peuvent être très efficaces pour donner des règles d'action au sélectionneur. En utilisant ce qui est connu ou ce qui peut être développé à partir de ces modèles, des progrès importants dans l'efficacité de la sélection sont déjà possibles, mais peu est encore utilisé.

Reçu pour publication en décembre 1977.

Summary

Some comments on present models in quantitative genetics and on their place in plant breeding

The first formulation of FISHER's model to interpret quantitative inheritance is considered by many biologists as irrealistic. This is partly due to several assumptions: diploidy, no inbreeding, no epistasis, linkage equilibrium, absence of interaction among individuals. These assump-

itons have now been lifted by the generalization of the concept of identity by descent, first introduced by MALECOT. However in some situations such a generalization drastically increases the number of parameters. So, simple models are irrealistic, and realistic models are too complex to be useful to analyze genetic effects. Then, it will be difficult and dangerous to give a genetic meaning to the estimates of the parameters, even if the degree of determination of the data with the model is very high. Such a situation can give to the biologist the illusion to approach of the reality.

Another source of illusion is the relativity of the parameters. All parameters in quantitative genetics are defined for a particular set of individuals, sample or population. For example it is sometimes forgotten that heritability is a characteristic of a population. This oversight is aggravated by a problem of terminology. Many words used in quantitative genetics have a biological resonance, though they have first a statistical meaning. It would be better to use only statistical terms.

To analyze the nature of genetic variation, it is necessary to make numerous assumptions, which reduce the validity of the conclusions. Moreover, it is very often difficult to test if a particular assumption is justified. If there is a great number of parameters, those are generally interdependant and few of them can explain experimental results. However it will be difficult to give a biological meaning to their estimates. Then, models lose their analytic power but they can have a predictive value for some experimental range (one straight line can fit very well one parabola in a given interval).

Examples showing the predictive value of the models are briefly given. In many situations in random mating populations, it appears a linear relationship between the covariance among relatives and their coefficient of kinship. Prediction equations for the value of different types of varieties developed from simple models are very efficient. More generally all deductions made with simplified models have been very often verified, at least at a qualitative level. Such a conclusion raises a question about the irrealism of the models.

Quantitative genetics appears as a tool, a guide, indispensable for plant breeding. We may wonder if the analysis of genetic effects is necessary for practical plant breeding. The main problem in this case is a problem of prediction which is a statistical one: indeed it is possible to have efficient prediction without knowledge of the true biological situation.

Références bibliographiques

(Nous ne donnons ici qu'une partie des références des nombreux travaux qui nous ont permis d'arriver aux conclusions discutées dans cette note).

BOUFFETTE J., 1966. *Expression de la covariance génotypique chez les tétraploïdes*. Thèse Doctorat 3e cycle, Fac. Sci. Lyon, nº 193, 101 p.

BREESE E. L., HAYWARD M. D., 1972. The genetic basis of present breeding methods in forage crops. *Euphytica*, **21**, 324-336.

COCKERHAM C. C., 1954. An extension of the concept of partitioning hereditary variance for analysis of covariance among relatives when epistasis is present. *Genetics*, **39**, 859-882.

DEMARLY Y., 1977. *Génétique et Amélioration des Plantes*. Masson et Cie, Paris, 287 p.

FALCONER D. S., 1961. *Introduction to quantitative Genetics*. Oliver and Boyd. Edinburgh, 365 p.

FISHER R. A., 1918. The correlation between relatives on the supposition of Mendelian inheritance. *Trans. Roy. Soc., Edinburgh*, **52**, 399-433.

GALLAIS A., 1974. Covariance between arbitrary relatives with linkage and epistasis in the case of linkage disequilibrium. *Biometrics*, **30**, 429-446.

GALLAIS A., 1976. Effects of competition on means, variances and covariances in Quantitative Genetics with an application to general combining ability selection. *Theoret. appl. Genet.*, **47**, 189-195.

GALLAIS A., 1977a. Amélioration des populations, méthodes de sélection et création de variétés. I. Synthèse sur les problèmes généraux et sur les bases théoriques pour la sélection récurrente intrapopulation. *Ann. Amélior. Plantes*, **27**, 281-329.

GALLAIS A., 1977b. *Contribution à l'étude théorique et expérimentale de l'hétérosis chez une plante allogame autotétraploïde*. Thèse Doctorat d'État, Fac. Sci. Orsay, Paris-Sud, 341 p.

GILLOIS M., 1964. *La relation d'identité en génétique*. Thèse Doctorat d'État, Fac. Sci. Paris, 295 p.

GRIFFING B., 1976. Selection in reference to biological groups. VI. Use of extrem forms of non random groups to increase selection efficiency. *Genetics*, **82**, 723-731.

HAYMAN B. I., 1954. The theory and analysis of diallel crosses. *Genetics*, **39**, 789-809.

JACQUARD A., SERRE J. L., 1977. La Génétique peut-elle être quantitative? *La Recherche*, **79**, 590-591.

KEMPTHORNE O., 1957. *An introduction to genetic statistics*. J. Wiley, New York, 545 p.

MALECOT G., 1948. *Les Mathématiques de l'hérédité*. Masson et Cie, Paris, 63 p.

MOLL R. H., STUBER C. W., 1974. Quantitative genetics. Empirical results relevant to plant breeding. *Adv. Agron.*, **26**, 277-313.

PATTEN C., 1975. Ecosystem linearization: an evolutionary design problem. *Amer. Naturalist*, **109**, 969, 529-539.

POLLAK E., KEMPTHORNE O. (Ed.). *Proceedings International Conference on Quantitative Genetics*, Ames, Iowa, U.S.A., 15-20 August 1976.

RIVES M., 1977. La Génétique quantitative : modèle faux, modèle utile. *La Recherche*, **83**, 1010-1011.

SCHNELL F. W., 1975. Type of variety and average performance in hybrid maize. *Z. Pflanzenzücht.*, **74**, 177-188.

Ann. Amélior. Plantes, 1978, **28** (2), 149-155.

Etude de la transpiration et de la régulation stomatique de deux variétés de soja (*Glycine max*. L. MERRILL); conséquences relatives à la création de types à exigences en eau réduites

C. PLANCHON et D. VIGNES*

Laboratoire d'Amélioration des Plantes,
École nationale supérieure agronomique,
145, avenue de Muret, 31076 Toulouse Cedex
**Laboratoire d'Écologie végétale,*
U.E.R. Sciences naturelles, Université Paul Sabatier,
39, allée Jules-Guesde, 31077 Toulouse Cedex

Résumé

La diminution de la consommation en eau du Soja en conditions irriguées et par suite l'amélioration de l'efficience en eau de cette espèce ne peut être obtenue que par la création de variétés à développement foliaire réduit. La transpiration de la feuille individuelle du Soja est faible et à peu près identique au cours d'une journée complète pour les deux variétés étudiées (« AMSOY 71 » et « GSZ 3 ») malgré une régulation stomatique de nature très différente.

I. — Introduction

Les exigences en eau du Soja sont très élevées. En période d'activité végétative intense (PUECH et HERNANDEZ, 1973), la transpiration du Soja peut dépasser de 30 à 40 p. 100 celle du Maïs. Par ailleurs, le Soja (espèce en C_3) est caractérisé par une capacité de production relativement faible comparativement à d'autres espèces comme le Maïs ou le Sorgho (espèce en C_4) ou même comme le Blé (espèce en C_3). Faible absorption de CO_2 et forte consommation en eau conduisent à une efficience de l'eau très médiocre chez cette espèce. Une amélioration de cette efficience peut être obtenue :

1. par une réduction de l'évapotranspiration du couvert végétal,
2. par un accroissement de la capacité photosynthétique et de la production de grain,
3. par une association des deux actions précédentes.

Aussi, nous sommes-nous attachés, dans un premier temps, à rechercher les causes de l'importance des pertes en eau par le couvert végétal chez le Soja. Sont-elles dues à une transpiration élevée par unité de surface foliaire liée à une mauvaise régulation stomatique ou à un développement végétatif excessif ?

II. — Expérimentation

Une analyse de la transpiration foliaire par la méthode des bilans thermiques (Impens, 1966; Berger, 1969; Chartier, 1969; Vignes et Carles, 1973), a été réalisée chez deux variétés de Soja, l'une d'origine américaine (« Amsoy 71 ») appartenant au groupe II selon la classification américaine, l'autre d'origine hongroise (« GSZ 3 ») un peu plus précoce, du groupe I, au cours de trois expérimentations complémentaires.

La première est réalisée sur des plantes cultivées en pots, en chambre climatisée; la température de l'air est de 24 °C le jour et de 20 °C la nuit, tandis que l'humidité relative est maintenue constamment à 60 p. 100. L'éclairement, assuré par des lampes HPLR 400 W Philips, atteint 90 watts m^{-2} (mesuré à l'aide d'un solarimètre type KIPP) avec une héméropériode de 14 heures et une nyctipériode de 10 heures.

La seconde est réalisée sur des cultures en pots de Mitscherlisch, en conditions naturelles au cours de l'été 1975; l'humidité du sol est maintenue au voisinage de la capacité au champ.

Dans les deux cas précédents, les mesures de la transpiration et de la résistance foliaire sont réalisées au laboratoire à température constante (22 °C) et à hygrométrie stabilisée (75 p. 100 $\pm$ 5) et sous éclairement artificiel (lampes HPLR Philips 400 W).

Les différents niveaux d'éclairement sont obtenus par rapprochement ou éloignement de la source lumineuse par rapport au niveau de la feuille. Un écran altuglass-eau est interposé entre la lampe et la feuille afin de réduire l'échauffement de cette dernière.

Pour ces deux premières expérimentations, 4 répétitions ont été effectuées.

Des tests de diffusion de la vapeur d'eau par porométrie type Van Bavel (Poromètre Delta-T Devices) ont montré que la perméabilité est maximale à partir du complet développement de la feuille et se maintient durant cinq semaines. Nos mesures sont réalisées une semaine après ce plein développement.

La troisième a été conduite dans les conditions de plein champ à la fin du mois de juillet 1976 par journées ensoleillées et stables au domaine expérimental de l'E.N.S.A.T. Le semis est réalisé au début du mois de mai à raison de 250 000 plantes à l'ha, soit un écartement de 20 cm entre les rangs et entre les plantes sur un même rang. La culture est irriguée périodiquement de façon à maintenir la teneur en eau du sol au voisinage de la capacité au champ. La transpiration et les résistances à la diffusion de la vapeur d'eau sont évaluées sur des feuilles en place bien éclairées choisies à l'étage supérieur du couvert végétal, dans le même état de développement que pour les expériences précédentes. Les plantes étaient, lors des mesures, au stade floraison-début formation des gousses.

Compte-tenu de la non-reproductibilité des conditions climatiques pour cette expérimentation, deux séries de mesures ont été analysées pour des journées à caractéristiques similaires. Les résultats obtenus étant très proches, nous n'avons rapporté qu'une seule journée de mesures pour les deux variétés étudiées.

III. — Résultats

1. — *Cultures en pots en chambre climatisée et mesures sous éclairement artificiel*

Outre une plus grande sensibilité à la lumière, les stomates présentent une moindre résistance à la diffusion de la vapeur d'eau chez la variété « Amsoy 71 » que chez la variété « GSZ 3 » (fig. 1). En effet, pour un éclairement de 270 watts m^{-2} correspondant dans ces conditions à la pleine ouverture, la résistance foliaire est de l'ordre de 150 $s.m^{-1}$ pour « Amsoy 71 », alors qu'elle atteint 250 $s.m^{-1}$ pour « GSZ 3 ».

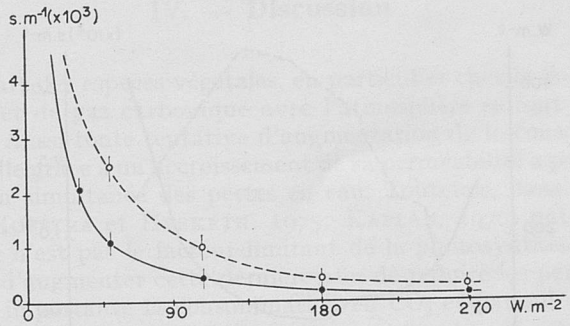


FIG. 1. — *Résistance stomatique et éclairement pour des cultures en chambre climatisée (mesures réalisées sous éclairement artificiel).*

----- « GSZ 3 »
——— « Amsoy »
Intervalle de confiance P = 0.05 (4 mesures).

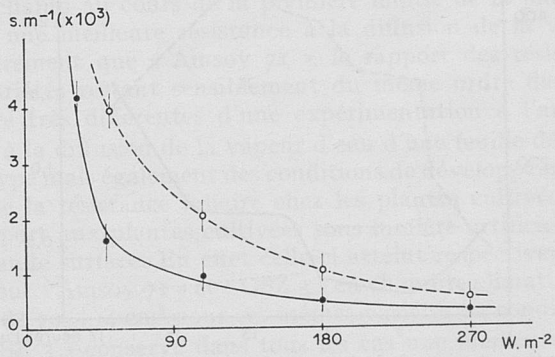


FIG. 2. — *Résistance stomatique et éclairement pour des cultures en conditions naturelles (mesures sous éclairement artificiel).*

------ « GSZ 3 »
——— « Amsoy »
Intervalle de confiance P = 0.05 (4 mesures).

2. — *Cultures en pots sous conditions naturelles, et mesures sous éclairement artificiel*

En comparaison avec le cas précédent, la résistance foliaire des feuilles est nettement plus élevée pour les deux variétés (300 $s.m^{-1}$ pour « Amsoy 71 », 600 pour « GSZ 3 » pour un éclairement de 270 watts m^{-2}) qui conservent cependant entre elles une relation identique à celle de la première expérimentation (fig. 2).

3. — *Expérimentation au champ*

Au cours des premières heures de la matinée, la résistance foliaire à la diffusion de la vapeur d'eau diminue rapidement pour la variété « Amsoy 71 », plus lentement pour la variété « GSZ 3 ». A 8 h 30 T.U., avec un éclairement de 600 watts m^{-2},

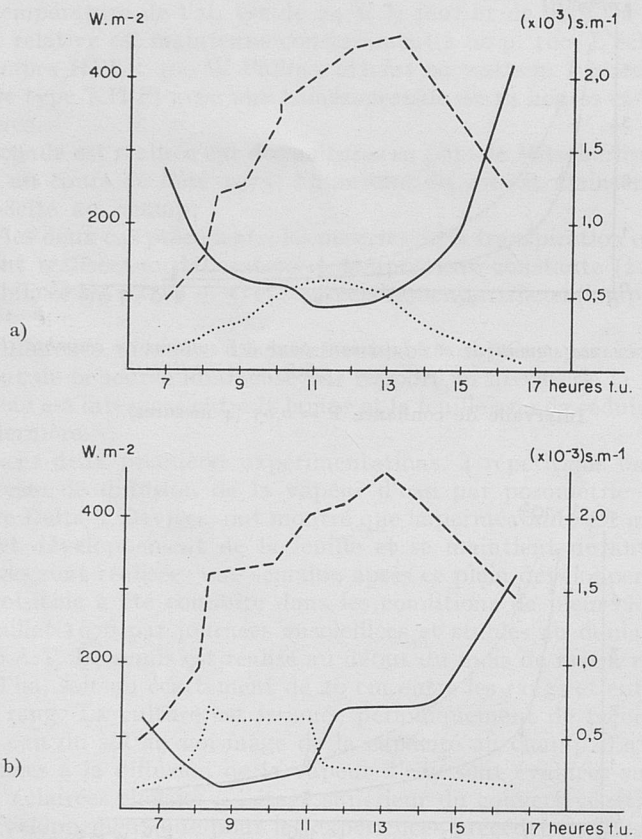


FIG. 3. — *Évolution au cours de la journée de l'évaporation, de la transpiration et de la résistance stomatique en conditions de plein champ.*

a) « GSZ 3 » ------ évaporation.
..... transpiration.
b) « Amsoy » ——— résistance stomatique.

la résistance foliaire est de 200 $s.m^{-1}$ pour « Amsoy 71 » conte 680 pour (GSZ 3 ».

L'ouverture est alors complètement réalisée pour la variété « Amsoy 71 » tandis qu'elle se poursuit jusqu'à 11 h T.U. pour « GSZ 3 »; pour cette dernière variété, il faut un éclairement de 880 watts m^{-2} pour obtenir l'ouverture maximale et la résistance foliaire minimum (400 $s.m^{-1}$).

La transpiration atteint son maximum (130 watts m^{-2}) entre 8 h et 11 h T.U. pour la variété « Amsoy 71 » (fig. 3*a*). Au cours de l'après-midi, la transpiration diminue fortement par suite d'une forte augmentation de la résistance foliaire qui passe de 300 à 700 $s.m^{-1}$ entre 11 h et 12 h T.U.

Par contre, pour « GSZ 3 », on n'observe pas d'augmentation brutale de la résistance à la diffusion au milieu du jour et l'intensité de la transpiration paraît ne dépendre que de celle de l'éclairement (fig. 3*b*).

IV. — Discussion

Chez la plupart des espèces végétales, en particulier chez le Soja, les échanges de vapeur d'eau et de gaz carbonique avec l'atmosphère se font essentiellement par les stomates. Aussi toute tentative d'augmentation de la consommation nette de CO_2 par la feuille grâce à un accroissement de sa perméabilité a pour contrepartie une augmentation simultanée des pertes en eau. Toutefois, dans le cas du Soja, divers auteurs (Hofstra et Hesketh, 1975; Kaplan, 1976) ont montré que la résistance foliaire n'est pas le facteur limitant de la photosynthèse, de telle sorte qu'il est possible d'augmenter cette dernière afin de réduire les pertes en eau sans affecter de façon importante la consommation en CO_2 et par suite le rendement.

La mise en évidence, dans le cas de cultures en chambre climatisée, de variétés à forte ou à faible résistance stomatique permet de penser qu'il est possible de sélectionner des géniteurs présentant des caractères de bonne résistance à la transpiration.

Ce fait est confirmé par l'expérimentation menée en pots de Mitscherlisch pour des plantes développées en conditions naturelles, ainsi que par les résultats obtenus en plein champ au cours de la première moitié de la journée. « GSZ 3 » présente toujours une meilleure résistance à la diffusion de la vapeur d'eau en fonction de l'éclairement que « Amsoy 71 », le rapport des résistances foliaires entre ces deux variétés restant sensiblement du même ordre dans tous les cas, malgré des valeurs très différentes d'une expérimentation à l'autre.

La résistance à la diffusion de la vapeur d'eau d'une feuille dépend non seulement de son génotype mais également des conditions de développement de la plante. L'augmentation de la résistance foliaire chez les plantes cultivées en conditions naturelles par rapport aux plantes cultivées sous lumière artificielle pourrait être liée à leur plus grande surface. En effet celle-ci atteint respectivement $17,5 \pm 1,5$ et $16 \pm 1,3$ cm^2 pour « Amsoy 71 » et « GSZ 3 » en chambre climatisée, alors qu'elle est de 105 ± 5 et de 70 ± 4 cm^2 pour ces mêmes variétés en conditions naturelles.

Bien que « GSZ 3 » conserve dans tous les cas une meilleure résistance à la diffusion de la vapeur d'eau en fonction de l'éclairement, si l'on considère l'ensemble d'une journée, la transpiration des feuilles en conditions de plein champ est sensiblement la même pour les deux variétés. En effet, l'intégration des pertes d'eau par transpiration entre 8 h et 16 h T.U. conduit aux valeurs $2,28 \times 10^6$ Joules.m^{-2}

(9,38 g dm^{-2}) pour « Amsoy 71 » et de 2,25 × 10^6 Joules.m^{-2} (9,30 g dm^{-2}) pour « GSZ 3 », soit un rapport transpiration sur évaporation physique de 0,210 pour la première et de 0,208 pour la seconde.

Cette égalisation des flux journaliers de vapeur d'eau pour les deux variétés résulte d'une plus forte température foliaire chez « GSZ 3 » (VIGNES et PLANCHON, 1978) qui accroît le gradient de vapeur d'eau entre la feuille et l'atmosphère et d'une augmentation au cours de l'après-midi de la résistance foliaire chez « Amsoy 71 » qui pourrait correspondre à une baisse de l'activité photosynthétique. Par contre, la variété « GSZ 3 » plus héliophile présente sa plus faible résistance au milieu du jour.

V. — Conclusion

La variété dont la résistance foliaire à la diffusion est élevée n'apparaît donc pas, en pratique, supérieure à celle qui a une faible résistance stomatique. L'augmentation de la température foliaire pour la première et la régulation endogène (PALLAS, 1973) de l'ouverture des stomates pour la seconde font que les pertes en eau d'une feuille au champ dépendent essentiellement de la demande atmosphérique. Ces résultats confirment ceux de BLANCHET *et al.* (1977) qui ont montré que ces deux variétés avaient une transpiration par unité de surface foliaire et une efficience de l'eau sensiblement identiques pour des cultures conduites à l'évapotranspiration maximale. Compte-tenu de la transpiration relativement faible de l'unité de surface foliaire comparativement à d'autres espèces cultivées, il est probable que les exigences élevées en eau du Soja sont dues à son développement foliaire excessif (VIGNES et PLANCHON, 1978); l'indice foliaire peut atteindre 12 en culture irriguée pour de nombreuses variétés et BRUN *et al.* (1972) ont montré qu'il existe une relation étroite entre l'évapotranspiration d'une culture et son indice foliaire.

L'amélioration de l'efficience de l'eau de cette espèce nécessite donc l'obtention de types à développement foliaire réduit, dont l'indice de recouvrement ne dépasse pas celui des autres cultures.

Reçu pour publication en novembre 1977.

Summary

Transpiration and stomatal regulation in two soybean cultivars (Glycine max *L. Merr.*)

Under irrigated conditions in the Southwesten area of France, the evapotranspiration of Soybean can be 30-40 p. 100 higher than that of Maize. The foliar transpiration (over a 8 h period) of the two cultivars investigated (« Amsoy 71 » and « SGZ 3 ») were weak and nearly identical, although their stomatal regulation mechanisms are quite different.

The high water consumption of Soybean is essentially related to the high value of the leaf area index (L.A.I.) (which can be over 12). The improvement of the water efficiency of this species requires the selection of new cultivars with lower L.A.I.

Références bibliographiques

BERGER A., 1969. Transpiration, potentiel hydrique et résistance à la circulation de l'eau dans une culture d'*Helianthus annuus* L. *Oecol., Plant.*, **4**, 2, 123-154.

BLANCHET R., GELFI N., BOSC M., 1977. Relation entre consommation d'eau et production chez divers types variétaux de Soja (*Glycine max* L. Merr.). *Ann. Agron.*, **28** (3), 261-275.

BRUN L. J., KANEMASU E. T., POWERS W. L., 1972. Evapotranspiration from Soybean and Sorghum fields. *Agron. J.*, **64**, 145-148.

CHARTIER P., 1969. Assimilation nette d'une culture couvrante. II. La réponse de l'unité de surface de feuille. *Ann. Physiol. vég.*, **11** (3), 221-263.

HOFSTRA G., HESKETH J. D., 1975. The effects of temperature and CO_2 enrichment on photosynthesis in Soybean. In « *Environmental and biological control of photosynthesis* » edited by R. MARCELLE, Dr W. JUNK b.v., Publishers, The Hague, 71-80.

IMPENS I. I., 1966a. Diurnals changes in the internal and external diffusion resistances of upper and lower leaves in a crop of Bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *Oecol. Plant.*, **1** (3), 245-252.

IMPENS I. I., 1966b. Leaf wetness, diffusion resistances and transpiration rates of Bean leaves (*Phaseolus vulgaris* L.) through comparison of wet and dry leaf temperatures. *Oecol. Plant.*, **1** (4), 327-334.

KAPLAN S. L., 1975. Net photosynthesis and leaf development as determinants of the rate of vegetative growth in sixteen Soybean cultivars. *Thesis of Purdue University*, 67 p.

PALLAS J. E., 1973. Diurnals changes in transpiration and daily photosynthetic rate of several crop plants. *Crop Sci.*, **13**, 82-84.

PUECH J., HERNANDEZ M., 1973. Evapotranspiration comparée de différentes cultures et études de quelques facteurs influençant les rythmes de consommation. *Ann. Agron.*, **24** (4), 437-455.

VIGNES D., CARLES J., 1977. Essais de bilans énergétiques et glucidique journaliers d'une feuille de vigne vierge (*Parthenocissus tricuspidata* Planchon). *Oecol. Plant.*, **8** (1), 71-93.

VIGNES D., PLANCHON C., 1978. Structure, éclairement et échanges gazeux d'une culture de Soja (*Glycine max* L. Merrill) (Accepté pour publication dans *Photosynthetica*).

MINISTÈRE DE L'AGRICULTURE
I. N. R. A.
Centre de Recherches de RENNES
STATION D'AMÉLIORATION DES PLANTES
B.P. 29 - 35650 LE RHEU
Tél. : (99) 00.71.92

Ann. Amélior. Plantes, 1978, **28** (2), 157-163.

Contribution à la mise au point d'une technique de sélection pour la résistance au froid des Pois d'hiver

R. PRIEUR et R. COUSIN

Station de Génétique et d'Amélioration des Plantes,
Centre national de Recherches agronomiques, I.N.R.A.,
78000 Versailles

Résumé

La résistance au froid de certaines variétés de pois fourragers a été introduite chez le pois potager. La sélection des descendances observées au champ a permis d'obtenir des variétés de pois potagers d'hiver destinées à la conserverie, la surgélation ou la complémentation des aliments du bétail. Mais un nouveau progrès génétique pour la résistance au froid ne peut être obtenu qu'en soumettant les lignées à un contrôle méthodique du niveau de résistance. La technique de jugement décrite en enceinte climatisée permet de mieux différencier les lignées.

Les résultats obtenus sont comparés aux observations effectuées au champ. Le phénomène d'endurcissement et la productivité en relation avec la date de semis sont également discutés.

Introduction

La résistance au froid de certaines variétés de pois fourragers : « Haute-Loire » et « Champagne », a été introduite chez le Pois potager (Cousin 1972, 1976). Ce premier cycle de sélection généalogique a conduit l'I.N.R.A. à présenter, pour enregistrement au Catalogue officiel, les premières variétés de pois potagers d'hiver. La variété « Frimas », inscrite depuis 1973, sera implantée cet automne sur près de 5 000 ha. Néanmoins, on constate la disparition, au cours de l'hiver, d'un pourcentage de plantes plus ou moins élevé suivant les régions, les dates de semis et les conditions climatiques. Il serait donc intéressant d'améliorer la rusticité de ce nouveau matériel et, en particulier, sa résistance au froid. La sélection pour ce caractère a été effectuée jusqu'à présent en pépinières et dépend des conditions climatiques variables d'une année à l'autre (Dressler 1972, 1973). Pour mieux juger les lignées, il conviendrait d'observer leur comportement en les plaçant sous des conditions climatiques plus sévères et bien définies. Il est donc apparu inté-

ressant d'améliorer les techniques de sélection en utilisant un froid artificiel produit dans des enceintes climatisées. Ainsi, à chaque génération, le matériel végétal pourrait être soumis à un contrôle méthodique de résistance au froid. Toutefois, l'utilisation de cette technique ne supprime pas les observations des lignées au champ, car la résistance à l'hiver est plus complexe que la seule résistance au froid.

Observations préliminaires

Les premières expériences effectuées dans les enceintes climatisées, ainsi que les observations faites en conditions naturelles, montrent que les plantes de pois sont d'autant plus sensibles au froid qu'elles ont acquis un développement végé-

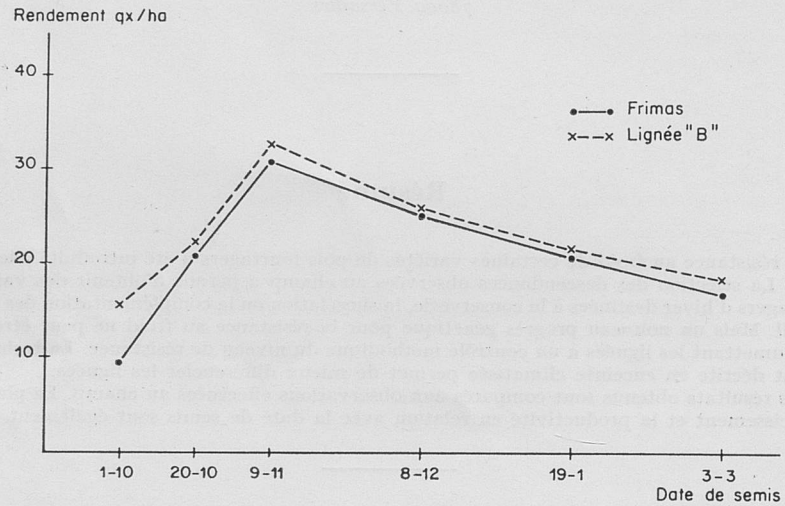


FIG. 1. — *Rendement de deux variétés de pois d'hiver en fonction de la date de semis (1977).*

tatif plus important au moment des gelées. Par contre, les jeunes plantes peu développées, en forme de rosette, avec plusieurs ramifications et des feuilles petites, présentent le meilleur comportement. Ces réactions ont été nettement observées en 1977 lors de la vague de froid de début avril. Les gelées matinales, atteignant — 13 °C au sol, dans la région de Versailles, ont provoqué des dégâts foliaires sur les plantes en pleine croissance, devenues moins résistantes au froid. Les dommages ont été d'autant plus importants que les plantes provenaient de semis plus précoces. Aussi le rendement maximal a-t-il été obtenu avec un semis de début novembre (fig. 1). Il convient donc de soumettre au froid des plantes au même stade de développement. De plus, les premiers résultats, obtenus dans les enceintes climatisées, nous ont conduit à mieux définir les conditions d'endurcissement. En effet, de jeunes plantes ayant levé à + 20 °C puis séjourné pendant deux semaines dans les enceintes de vernalisation des blés à + 8 °C, sont pratiquement détruites en totalité par un abaissement de la température à — 5 °C, quelles que soient les lignées. Seules quelques plantes du géniteur de résistance au froid sub-

sistent. Les conditions de vernalisation des blés sont donc insuffisantes pour entraîner un bon endurcissement des pois.

Ces différentes constatations nous ont conduit à essayer de recréer, dans les enceintes climatisées, l'évolution moyenne des températures observées en automne à Versailles.

Matériel et méthode

Lorsque nous comparons les évolutions des moyennes, établies par période de dix jours, des températures journalières maximales et minimales, relevées par la Station de Bioclimatologie à Versailles durant l'automne, nous remarquons qu'elles sont relativement semblables d'une année à l'autre. La moyenne, établie pour les six dernières années, reflète assez bien cette évolution (fig. 2). Par contre,

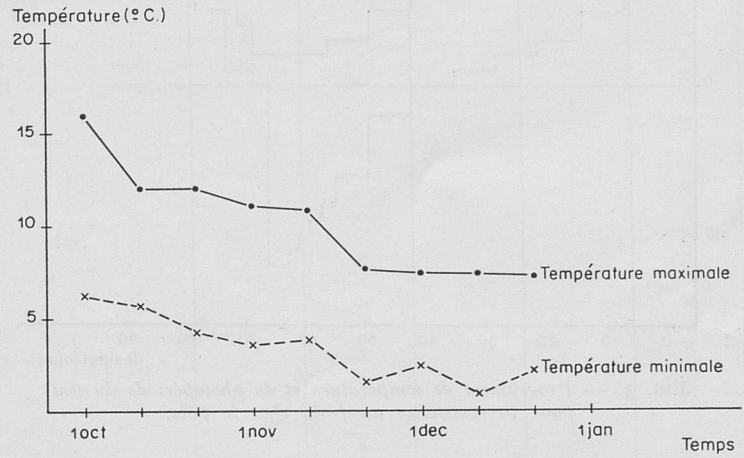


FIG. 2. — *Évolution des moyennes des températures maximales et minimales établies sur 6 ans (oct. 1970-déc. 1975) et pour des périodes de 10 jours.*

les vagues de froid apparaissent à des périodes différentes et avec des intensités variables. De plus, on observe qu'il existe une différence de 7 à 5 °C entre les températures journalières extrêmes. Il convient donc de programmer une alternance de température diurne-nocturne du même ordre de grandeur. L'évolution des températures a été établie conformément à la figure 3. L'alternance diurne-nocturne est commandée automatiquement par l'intermédiaire d'une horloge alors que les modifications hebdomadaires sont effectuées manuellement. L'éclairement, de 12 heures sur 24 au début de l'expérience, décroît progressivement jusqu'à 10 heures au moment des gelées. L'humidité relative est maintenue à 80 p. 100 environ.

Les semis s'effectuent en terrines (45 cm × 30 cm), à une profondeur de 2 cm, dans un mélange à parties égales de terre franche et de terreau. Chacune d'elles contient 10 lignées de 10 graines dont une variété témoin résistante au froid. Ces terrines sont ensuite placées dans l'enceinte à des températures initiales de 14 °C le jour et 6 °C la nuit. On abaisse progressivement les températures diurne et nocturne selon le programme décrit à la figure 3. Un mois et demi après le début de

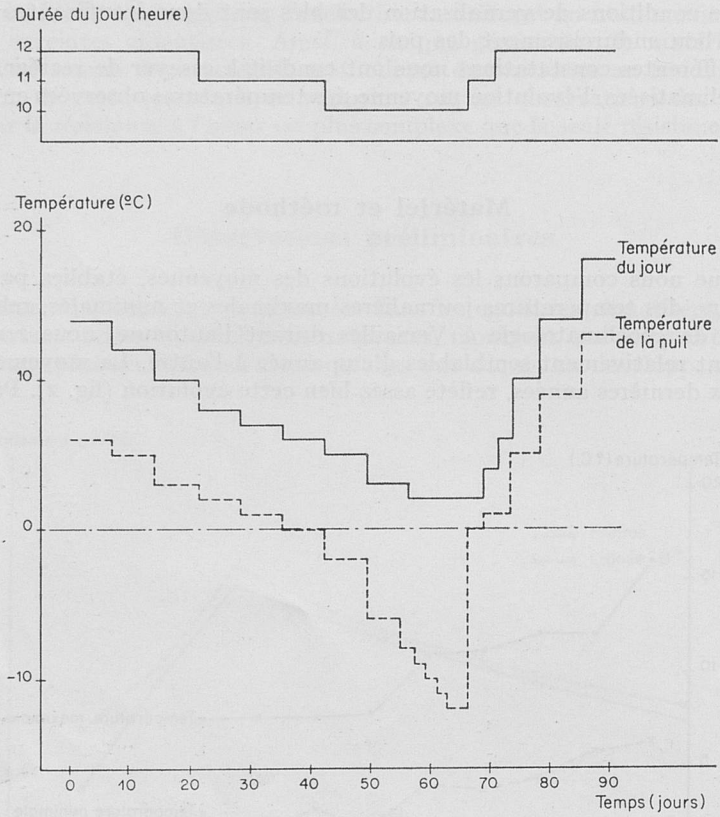


FIG. 3. — *Programme de température et de photopériode du test pour la résistance au froid chez le pois.*

l'expérience, les plantes ont atteint le stade 3-4 feuilles et commencent à se ramifier, ce qui rappelle le port en rosette observé au champ. Elles sont ensuite soumises à des cycles de gel et de dégel avec des températures négatives de plus en plus basses atteignant — 12 °C, la température diurne restant égale à + 2 °C. On observe alors des taches translucides sur les feuilles. Mais il ne semble pas exister de corrélation entre l'importance de ces symptômes et la sensibilité au froid des plantes. En effet, certaines taches disparaissent lorsque les plantes sont placées pendant quelques heures à une température de + 5 °C. Elles sont vraisemblablement liées à l'apparition, sous l'épiderme, d'eau de fusion de cristaux de glace intercellulaires. Il est donc nécessaire de provoquer une remise en végétation en augmentant progressivement la température jusqu'à 18 °C. Trois semaines après, la notation de reprise peut être effectuée. Elle consiste à classer les lignées en trois catégories :

résistantes	plus de 70 p. 100 des plantes survivantes
moyennement sensibles .	30 à 70 p. 100 des plantes survivantes
très sensibles	moins de 30 p. 100 des plantes survivantes

Ce contrôle de résistance au froid n'est que partiellement destructif. Les plantes survivantes peuvent éventuellement être repiquées en serre.

Résultats

L'examen des premiers résultats concernant une trentaine de lignées, rassemblés dans le tableau I, montre qu'il existe une bonne corrélation entre les observations faites dans les enceintes climatisées et celles effectuées au champ. Le classe-

TABLEAU I

Comparaison des notations de résistance au froid faites au champ à Versailles en 1977 et en enceinte climatisée

Lignées	Champ			Enceinte climatisée		
	R	MS	TS	R	MS	TS
« Haute Loire »	×			×		
« Austrian winter »	×			×		
« Winkossa »	×			×		
« Frimas »	×				×	
« Printivert »		×			×	
« Floriver »	×			×		
« Frogel »		×			×	
M 2		×				×
50	×			×		
57		×			×	
58		×			×	
59		×			×	
60		×		×		
61			×			×
63		×			×	
64			×			×
65		×			×	
66		×			×	
67		×			×	
68		×				×
69		×		×		
70		×			×	
72		×			×	
73			×			×
75		×				×
76		×			×	
78		×			×	
79		×				×
80			×		×	
81		×			×	
82	×			×		
83	×			×		
84	×			×		
85	×			×		
87		×			×	
88		×			×	
89	×				×	
90		×		×		
91		×			×	
92		×				×
93	×				×	

Les lignées sont classées en :
Résistantes (R), moyennement sensibles (MS), très sensibles (TS).

ment des lignées est pratiquement le même dans les deux cas. La plupart de ces lignées sont issues d'un deuxième cycle de sélection pour différents caractères agronomiques et technologiques.

A l'aide de cette technique, nous avons pu également comparer le niveau de résistance au froid des différents géniteurs : « Champagne », « Haute-Loire », « Austrian Winter » et des principales variétés commerciales. A — 15 °C, les géniteurs subsistent alors que toutes les lignées obtenues jusqu'à présent ne résistent pas à cette température dans les enceintes. Ces résultats sont à rapprocher de ceux obtenus à la Station d'altitude I.N.R.A. de Chaux des Près où, après des gelées successives allant jusqu'à — 18 °C, nous avons noté le nombre de plantes survivantes suivant :

« Champagne »	14 sur 15 plantes
« Printivert »	8 sur 15 plantes
« Austrian winter »	7 sur 15 plantes
« Frimas »	5 sur 15 plantes

Ainsi il apparaît que la totalité des gènes de résistance n'a pas été transmise aux premières variétés de pois potagers d'hiver obtenues : « Frimas », « Printivert ».

Discussion et conclusions

Les enceintes doivent avoir un groupe frigorifique suffisamment puissant pour obtenir une température de — 20 °C en quelques heures (5 000 frigories/h à — 15 °C pour un volume d'une dizaine de m³). Leur volume utile sera estimé pour réaliser le programme fixé en sachant qu'un essai dure environ trois mois et la ventilation réglée pour obtenir la plus grande homogénéité de température.

Les comportements légèrement différents que nous pouvons relever dans le tableau 1 peuvent provenir d'un effet d'échantillonnage ou de réactions différentes pour certaines lignées suivant qu'elles sont placées dans les enceintes ou au champ. En effet, les lignées présentant des taux d'homozygotie très variables; ne sont jugées que sur 10 plantes. De plus, la résistance au froid n'est qu'un élément de la résistance à l'hiver beaucoup plus complexe.

La méthode décrite résulte des premières investigations dans ce domaine et pourra vraisemblablement être améliorée ultérieurement. Des expériences complémentaires permettront peut-être de simplifier le programme de température compris entre — 5 et — 12°.

Enfin, nous avons constaté que les différentes lignées obtenues ne présentaient pas le même niveau de résistance au froid que les géniteurs. Ceci laisse supposer qu'un nouveau progrès génétique reste donc possible pour la résistance au froid des variétés d'hiver, de pois potager ou de pois protéagineux.

Reçu pour publication en novembre 1977.

Summary

A technique for testing cold resistance of Winter Pea in growth room

The winter hardiness from field peas has been introduced into garden peas. The breeding of different progenies undertaken under natural conditions in a nursery, has allowed, new varieties of winter peas to be obtained for canning, freezing or for animal feed supplementation. However as further progress in this breeding programme became more and more difficult, it was necessary to use growth in controlled conditions. A technique has been developped for breeding in a controlled environment room and the results have been compared with those obtained in field. Hardening and productivity in relation to the sowing dates are also discussed.

Références bibliographiques

COUSIN R., 1972. Sélection de variétés de pois d'hiver résistantes au froid. *Eucarpia, Réunion « Pois »*, Versailles 5-7 juin 1972, 89-100.

COUSIN R., 1976. Amélioration génétique du Pois d'hiver. *Ann. Amélior. Plantes*, **26** (2), 235-263.

DRESSLER O., 1972. The influence of selection by natural factors on the breeding result in peas. *Eucarpia, Réunion « Pois »*, Versailles 5-7 juin 1972, 75-78.

DRESSLER O., 1973. Breeding winter hardy marrowfat pea varieties under natural conditions of selection. *Z. Pflanzenzücht.*, **69** (3), 221-230.

Ann. Amélior. Plantes, 1978, **28** (2), 165-193.

Une analyse génétique chez le petit mil pénicillaire à l'aide de la distance R de Hanson et Casas

L. MARCHAIS

Office de la Recherche Scientifique et Technique Outre-Mer, 70-74, route d'Aulnay, 93140 Bondy

Résumé

Neuf lignées F_5 de petit mil (*Pennisetum typhoides*) issues d'une même population F_2 ont été étudiées par les deux ensembles parallèles de croisements : Triple et Diallèle.

L'analyse génétique utilise essentiellement les statistiques d'hétérosis et de distance R^2 (HANSON et CASAS), exprimées dans le modèle F ∞ de Van der VEEN limité à des épistasies entre paires de loci. Les covariances entre loci sont prises en compte.

Onze caractères sur douze manifestent une très forte corrélation entre la distance et l'hétérosis. L'interprétation de ces corrélations conduit à corriger l'estimation des paramètres génétiques de l'analyse classique et à calculer une distance générale entre lignées à savoir le nombre de groupes de gènes pour lequel deux lignées diffèrent.

Le modèle génétique utilisé rend assez bien compte des mesures de distance et d'hétérosis mais explique mal la faible variance des lignées.

L'épistasie apparaît essentiellement de type hétérozygote × hétérozygote opposé à la dominance.

Il apparaît que les distances entre lignées mesurées sur des croisements lignées × testeurs permettent de prévoir l'hétérosis entre lignées. Ce résultat peut intéresser le sélectionneur.

Introduction

La distance R entre unités génotypiques définie par HANSON et CASAS (1968) et utilisée par ceux-ci sur le Maïs est apparue dans diverses expériences posséder des propriétés intéressantes (HANSON et MOLL, 1973; CASAS *et al.*, 1968) :

— la distance R était fortement corrélée avec l'hétérosis;
— elle a permis de séparer des populations qui d'après leur phénotype semblaient voisines;
— la validité de la distance R semblait diminuer au-delà d'une certaine divergence génétique entre unités taxonomiques observées à cause de ce que

ces auteurs ont appelé une chute des relations de dominance suivant en cela le phénomène déjà observé par MOLL *et al.* (1965) sur l'hétérosis.

Malgré ce défaut, cette distance semble avoir plus de signification génétique que bien d'autres distances taxonomiques utilisant aussi des caractères biométriques. Il est, en effet, logique de penser que la différence entre les gamètes de deux unités taxonomiques phénotypiquement voisines s'exprimera si elle existe, dans la différence entre les croisements de ces deux unités avec les mêmes testeurs.

A l'occasion d'un travail d'analyse génétique classique sur des lignées de Petit Mil (*Pennisetum typhoides*), nous avons cherché d'une part à observer les distances entre nos lignées pour mieux les caractériser et à voir si ces distances permettent de prévoir l'hétérosis entre lignées.

D'autre part, nous avons cherché un modèle génétique permettant de reconstituer les hétérosis et distances observées, ceci sur plusieurs caractères. Cette analyse a conduit à corriger l'analyse classique.

Dans la mesure où nous pouvions approcher les mécanismes génétiques de ces caractères, nous avons tenté de construire une distance globale entre lignées réunissant les informations tirées des distances particulières à ces caractères.

Le matériel génétique et les essais

Les données à analyser ont été recueillies sur un croisement diallèle et un croisement triple modifié (JINKS *et al.*, 1969) incluant les mêmes neuf lignées F_5 naines de Petit Mil issues de neuf pieds F_2 provenant d'un même hybride entre une lignée pure indienne naine 1 472 et une lignée pure Ouest-africaine 1133, de type traditionnel.

Le croisement diallèle comprenait les autofécondations et les croisements dans un seul sens. Le croisement triple modifié comprenait pour chacune des neuf lignées l'autofécondation, le croisement avec le parent 1 472 et le croisement avec l'autre parent 1133.

Les deux essais ont été cultivés à Bambey (Sénégal) pendant l'hivernage 1973, en blocs randomisés complets à deux répétitions de 5 pieds espacés à 1 m × 1 m, soit sans compétition.

Les neuf lignées ont été sélectionnées au cours des cycles d'autofécondation essentiellement pour le gène de nanisme d_2 et la résistance au *Sclerospora*.

Les observations ont porté sur les 12 caractères suivants :

CY cycle compté en nombre de jours du semis à l'épiaison,
LF longueur en cm de la 3e feuille au-dessous de la chandelle principale,
lf largeur en mm de la 3e feuille,
LT longueur de la plus haute tige,
PT périmètre du 3e entre-nœud sous la chandelle principale,
PRO longueur de la plus grande projection d'une talle sur le sol,
NC nombre de chandelles du pied,
LC longueur en cm de la chandelle principale,
PC périmètre en mm de la chandelle principale,
NE densité des épillets sur la chandelle,
P500 poids de 500 graines,
PG poids de grain récolté sur le pied.

Les méthodes

1. — *L'analyse classique (supposée connue)*

Le croisement diallèle a été analysé suivant les hypothèses et le schéma de HAYMAN (1954), de tout temps critiqué par les généticiens américains, actuellement abandonné par la plupart des généticiens parce qu'il suppose des conditions sans doute jamais satisfaites simultanément : biallélisme, distributions indépendantes des gènes et absence d'épistasie. Toutefois à titre de comparaison avec les autres analyses, on a calculé les paramètres D, H_1, H_2 et le nombre de gènes N même si le test de la regression W*r* sur V*r* indiquait le non respect des hypothèses. Rappelons que, si les hypothèses sont satisfaites : $D = \Sigma 4uvd^2$, $H_1 = \Sigma 4uvh^2$, $H_2 = \Sigma 16u^2v^2h^2$

d et *h* sont les effets d'additivité et dominance à un locus donné,

u et *v* sont les fréquences respectives des 2 allèles au locus considéré, dans l'ensemble des parents du diallèle.

Le croisement triple modifié (JINKS *et al.*, 1969) comprend pour chacune des neuf lignées F issues de l'hybride entre les deux lignées initiales P et P', l'autofécondation de valeur Y_f, le croisement avec le parent P de valeur Y_{pf} et le croisement avec le parent P' de valeur $Y_{p'f}$.

Sans hypothèses particulières, ce matériel permet de tester la présence d'épistasie en testant si :

$$Y_{pf} + Y_{p'f} - Y_f = \text{constante pour les 9 lignées}$$

Avec les hypothèses de HAYMAN (1954), les paramètres D et H_1 sont estimés par :

$$D = \text{variance sur } f \text{ de } (Y_{pf} + Y_{p'f}) = \Sigma_f \frac{(Y_{pf} + Y_{p'f})^2}{r} - \frac{[\Sigma f(Y_{pf} + Y_{p'f})]^2}{r^2}$$

$$H_1 = \text{variance sur } f \text{ de } (Y_{pf} - Y_{p'f}) = \Sigma_f \frac{(Y_{pf} - Y_{p'f})^2}{r} - \frac{[\Sigma f(Y_{pf} - Y_{p'f})]^2}{r^2}$$

avec $r = 9$.

Signalons que nous avons effectué sur ce croisement triple une analyse de variance en effets fixes et non comme JINKS *et al.* (1969) en modèle mixte, ceci afin de rester dans le même modèle que celui utilisé par HAYMAN (1954), avec le croisement diallèle.

2. — *L'analyse des distances et de l'hétérosis*

2.1. — *Terminologie et formulaire*

Précisons d'abord la terminologie employée et les hypothèses retenues.

Le modèle génétique :

Le modèle génétique retenu est le modèle F∞ de Van der VEEN (1959) limité à des épistasies entre paires de locus.

La valeur Ym d'un individu M pour un certain caractère s'exprime :

$$\begin{aligned} Ym = C &+ \Sigma_a \theta_{am} da + \Sigma_a (1 - \theta^2_{am}) ha + \Sigma_{a<a'} \theta_{am} \theta_{a'm} iaa' \\ &+ \Sigma_{a<a'} \theta_{am} (1 - \theta^2_{a'm}) ja/a' + \Sigma_{a<a'} (1 - \theta^2_{am}) \theta_{a'm} ja'/a \\ &+ \Sigma_{a<a'} (1 - \theta^2_{am})(1 - \theta^2_{a'm}) laa' \end{aligned} \qquad (1)$$

C désigne l'origine des valeurs génotypiques.
θ_{am} désigne la situation génotypique de l'individu M au locus a : les génotypes AA, Aa et aa sont représentées par les valeurs de θ_{am} 1, 0, — 1.

Les effets i désignent les interactions digéniques de type homozygote × homozygote, les effets j les interactions de type homozygote × hétérozygote et les effets l les interactions de type hétérozygote × hétérozygote.

Si le taux de recombinaison des gènes à la formation des gamètes vaut 1/2 et si les différents gamètes de deux individus M et F s'unissent au hasard, la valeur Y$f \times m$ du croisement F × M s'écrit grâce à l'indépendance des distributions alléliques aux divers loci :

$$\begin{aligned} Yf \times m = C &+ \Sigma_a \frac{\theta_{af} + \theta_{am}}{2} da + \Sigma_a \frac{(1 - \theta_{af}\theta_{am})}{2} ha \\ &+ \Sigma_{a<a'} (\theta_{af} + \theta_{am})(\theta_{a'f} + \theta_{a'm}) iaa'/4 \\ &+ \Sigma_{a<a'} (\theta_{af} + \theta_{am})(1 - \theta_{a'm}\theta_{a'f}) ja/a'/4 \\ &+ \Sigma_{a<a'} (1 - \theta_{af}\theta_{am})(\theta_{a'f} + \theta_{a'm}) ja'/a/4 \\ &+ \Sigma_{a<a'} (1 - \theta_{af}\theta_{am})(1 - \theta_{a'f}\theta_{a'm}) laa'/4 \end{aligned} \qquad (2)$$

Dans la suite de cet article, on supposera que les différents effets sont les mêmes à tous les locus à savoir :

$$da = d,\ ha = h,\ iaa' = i,\ ja/a' = ja'/a = j,\ laa' = l$$

Structure génotypique des neuf lignées et de leurs parents

Les deux parents de la F_1, source des 9 lignées, sont désignés par les indices p *et* p'.

Le nombre N de gènes qui les différencient peut s'exprimer sous la forme :

$$N = \Sigma a \frac{(\theta_{ap} - \theta_{ap'})^2}{4}$$

Les neuf lignées issues de la F_1 par autofécondation sont désignées par l'indice m lorsqu'elles sont testées pour leur hétérosis ou leurs distances mutuelles et par l'indice f lorsqu'elles sont testeurs.

Le nombre n de gènes différents entre 2 lignées M et M′ peut s'écrire :

$$n = \Sigma_a \frac{(\theta_{am} - \theta_{am'})^2}{4}$$

Les neuf lignées sont obtenues par des tirages indépendants de la F_1.

On admet en outre que les différents gènes d'une lignée sont obtenus par tirages indépendants dans le réservoir génique de la F_1.

Cette hypothèse implique au moment de la formation des gamètes des diverses générations d'autofécondation une liaison absolue de certains locus et une segré-

gation indépendante de ces groupes de locus liés. A la limite, quand on parle ici de locus, il peut s'agir de chromosomes entiers.

Il en résulte que chaque paramètre θ_{af} peut être vu comme une variable aléatoire indépendante, d'espérance $E = 0$ et de variance $1 - E^2 = 1$.

Pour la même raison, on admettra que dans une lignée M particulière : $\Sigma_a \theta_{am} \neq 0$. Chaque lignée contient un nombre de gènes dominants homozygotes voisin du nombre de gènes homozygotes récessifs. On dira que les locus sont à l'état dispersé.

Les deux parents de la F_1, par contre, peuvent se situer entre l'état de dispersion totale des locus et l'état d'association totale. Dans ce dernier cas, le parent P contient tous les gènes dominants et, le parent P′ tous les gènes récessifs. Pour tout couple de locus a,a' on a la relation :

$$\theta_{ap} \times \theta_{a'p} = \theta_{ap'} \times \theta_{a'p'} = 1$$

Définition et calcul des hétérosis

L'hétérosis entre deux lignées M et M′ est défini par :

$$He(m, m') = Ym \times m' - \frac{(Ym \times m + Ym' \times m')}{2}$$

Ici $Ym \times m = Ym$.

L'application des formules (1) et (2) donne :

$$\begin{aligned} He(m, m') = {} & \Sigma_a(\theta_{am} - \theta_{am'})^2 h/4 + \Sigma_{a<a'}(\theta_{am} - \theta_{am'})(\theta_{a'm'} - \theta_{a'm}) i/4 \\ & + \Sigma_{a<a'}\left[(\theta_{am} + \theta_{am'})(1 - \theta_{a'm}\theta_{a'm'}) + (1 - \theta_{am}\theta_{am'})(\theta_{a'm} + \theta_{a'm'})\right] j/4 \\ & + \Sigma_{a<a'}\left[(\theta_{am} - \theta_{am'})^2(\theta_{a'm} - \theta_{a'm'})^2\right] l/16 \end{aligned}$$

Avec l'approximation $\Sigma_a \theta_{am} = 0$, on a les relations :

$$\Sigma_{a' \neq a}(\theta_{a'm'} - \theta_{a'm}) = \theta_{am} - \theta_{am'}$$
$$\Sigma_a \theta_{am}\theta_{am'} \Sigma_{a' \neq a} \theta_{a'm} = -\Sigma \theta^2_{am} \theta_{am'} = 0$$

Alors les termes en j disparaissent et les termes en i deviennent

$$\frac{i}{2} \Sigma_a \frac{(\theta_{am} - \theta_{am'})^2}{4} = n \frac{i}{2}$$

En définitive :

$$He(m, m') = n\left(h + \frac{i}{2} + \frac{(n-1)}{2} l\right) \qquad (3)$$

L'hétérosis entre P et P′ les parents des lignées pourrait s'exprimer sous une forme différente si leurs locus étaient à l'état d'association totale.

Les termes en i deviennent alors :

$$\Sigma a < a' \frac{(\theta_{ap} - \theta_{ap'})(\theta_{a'p'} - \theta_{a'p})}{4} i = \Sigma_{a<a'}(-i) = -\frac{N(N-1)}{2} i$$

Les termes en j disparaissent parce que $\theta_{ap} + \theta_{ap'} = 0$.

Ainsi $He(p, p'$ en association$) = N\left(h + \frac{N-1}{2}(l-i)\right)$ (3 *bis*)

Mais $He(p, p'$ en dispersion$) = N\left(h + \frac{i}{2} + \frac{N-1}{2}l\right)$ (3 *ter*)

Notons ici qu'avec l'approximation $\Sigma\theta_{am} = 0$ les termes en j disparaissent dans tous les croisements entre lignées.

La formule (3) est approximative pour les termes en i et j.
La formule (3 *bis*) est exacte.

Définition et calcul des distances

Rappelons la définition de HANSON et CASAS donnée dans le cadre d'un croisement diallèle entre r lignées.

Soit $s_{it} = y_{it} - y_{i.} - y_{.t} + y_{..}$ l'aptitude spécifique à la combinaison.
La distance $R(i, j)$ entre 2 lignées est définie par la relation :

$$R^2(i, j) = \Sigma_{t=1}^{t=r} (s_{it} - s_{jt})^2$$

Cette relation peut aussi se lire $R^2(i, j) = \Sigma_t[(y_{it} - y_{i.}) - (y_{jt} - y_{j.})]^2$ ce qui est le numérateur de la variance des r différences $y_{it} - y_{jt}$.

Dans le présent travail, la définition de $R^2(i, j)$ a été légèrement modifiée :

$$R^2(i, j) = \text{Variance } (y_{it} - y_{jt}) \text{ sur l'indice variable } t$$

Cette définition se situe en modèle fixe, dans un cadre limité aux lignées i, j à tester et aux lignées t qui servent de testeurs.

Cette définition reste valable quand les lignées à tester sont différentes des lignées testeurs.

On a vu dans la présentation du croisement triple modifié que H_1 était estimé par la variance de $(y_{pf} - y_{p'f})$ pour l'indice f variant de 1 à 9.

L'estimation H_1 du croisement triple n'est autre que $R^2(p, p')$ la distance au carré entre les parents des neuf lignées mesurée avec ces lignées comme testeurs.

La distance entre 2 lignées M et M′ du diallèle est donnée par $R^2(m, m')$ = Variance sur f de $(Ymf - Ym'f)$, F étant aussi une lignée.

Le détail des calculs est donné en annexe. On aboutit à l'étape intermédiaire approximative pour les termes en i et j :
$R^2(m, m')$ = Variance sur f de l'expression (A + B) avec :

$$A = \Sigma_a \theta_{af} \frac{(\theta_{am'} - \theta_{am})}{2} \left(h + \frac{i}{2} + \frac{N-1}{2}l\right)$$

$$B = \frac{l}{4} \Sigma_{a<a'} (\theta_{am}\theta_{a'm} - \theta_{am'}\theta_{a'm'})\theta_{af}\theta_{a'f}$$

La deuxième étape de calcul consiste à calculer l'espérance de $R^2(m, m')$ pour deux lignées différentes à n locus et identiques à $N - n$ locus, sachant que les $9 \times N$ paramètres θ_{am} ou θ_{af} des neuf lignées sont tels que :

$$E(\theta_{am}) = E(\theta_{af}) = 0 \qquad E(\theta_{am} \times \theta_{a'm}) = E(\theta_{am} \times \theta_{am'}) = 0$$

Cette structure des neuf lignées n'empêche pas l'effet de covariances dans les calculs de distances, parce que les testés sont aussi les testeurs.

Dans cette étape, on a aussi cherché les valeurs moyennes d'un certain nombre de statistiques définies dans l'échantillon des 9 lignées, à savoir :

$$Va = \Sigma_f \frac{\theta^2_{af}}{r} - \frac{(\Sigma_f \theta_{af})^2}{r^2} \qquad r = \text{nombre de lignées}$$

Va est la variance de θ_{af} dans l'échantillon, qui nous intéresse parce qu'elle apparaît dans les calculs de $R^2(m, m')$:

$$Va = 4u_a v_a \text{ de HAYMAN (1954)}$$

Insistons sur le fait que Va correspond à une statistique de l'échantillon nécessaire aux calculs de distances, indépendamment de la structure particulière de nos neuf lignées. Va ne cherche pas à estimer la variance d'ailleurs connue (la valeur 1) d'une des aléatoires θ_{af} définie par tirage au hasard d'un gène dans la F_1.

Au contraire, on cherche à estimer la valeur moyenne de Va, dans un échantillon de r lignées, parmi tous les échantillons possibles.

De même, on aura besoin d'estimer la valeur moyenne dans notre cas particulier, des statistiques suivantes :

$$C_{aa'} = \Sigma_f \frac{\theta_{af}\theta_{a'f}}{r} - \frac{(\Sigma_f \theta_{af})(\Sigma_f \theta_{a'f})}{r^2}$$

$C_{aa'}$ est la covariance $(\theta_{af}, \theta_{a'f})$ dans l'échantillon.
$C^2_{aa'}$ la covariance au carré.
V^2_a la variance au carré.
$D_{aa',m} = \theta_{am}\theta_{a'm}C_{aa'}$.

TABLEAU I

Valeur attendue de quelques paramètres définis dans l'échantillon des r *lignées*

$V_a : 4uava$ variance de θ_{af} sur indice f.
$C_{aa'}$ covariance $(\theta_{af}, \theta_{a'f})$ sur indice f.
$D_{aa',m} = \theta_{am}\theta_{a'm}C_{aa'}$.
C_v covariance $[(\theta_{am} - \theta_{am'})^2, (\theta_{a'm} - \theta_{a'm'})^2]$ sur les indices m, m'.
V_n variance de $n = \Sigma_a(\theta_{am} - \theta_{am'})^2/4$.

Statistique	Symbole	Espérance
$V_a = 4uava$	V	$\frac{r-1}{r}$
V^2_a	V_2	$(r-1)(r(r-1)+2)/r^3$
$C_{aa'}$		0
$C^2_{aa'}$	C_2	$(r-1)/r^2$
$D_{aa',m}$		C_2
C_v		$4C_2$
V_n		$N(2V - V_2 + C_2(N-1))/4$

Le tableau 1 donne les espérances de ces expressions. Quelques calculs d'espérances sont donnés en annexe à titre d'exemple.

Remarquons que $E(D_{aa'\,m}) = \frac{r-1}{r^2}$ alors que $E(D_{aa'\,p}) = 0$.

En effet, les paramètres des parents ne figurent pas dans $C_{aa'}$ calculé sur les lignées.

Revenons au calcul de l'espérance de $R^2(m, m')$:

$$E(R^2(m, m')) = n(V - C_2)\left[\left(h + \frac{i}{2} + \frac{N-1}{2}l\right)^2 + (N-n)\frac{l^2}{4}\right] + n^2\left(h + \frac{i}{2} + \frac{n-1}{2}l\right)^2 C_2 \qquad (4)$$

Dans cette expression, V est l'espérance de V_a $\left(\text{soit } \frac{r-1}{r}\right)$ et C_2 est l'espérance de $C^2_{aa'}$ $\left(\text{soit } \frac{r-1}{r^2}\right)$.

Si les deux parents des lignées sont en phase d'association totale, on a approximativement pour les termes en j :

$$R^2(p, p') = \text{Variance de } [h\Sigma_a\theta_{af} + (l-i)\Sigma_{a<a'}\theta_{af}]$$

$$R^2(p, p') \text{ en association} = \left[h + \frac{N-1}{2}(l-i)\right]^2 [\Sigma_a V_a + \Sigma_{a\neq a'} C_{aa'}]$$

et $$E(R^2(p, p')) \text{ en association} = NV\left(h + \frac{N-1}{2}(l-i)\right)^2 \qquad (4\ bis)$$

Si les parents sont en phase de dispersion totale, on a approximativement pour les termes en i et j :

$$R^2(p, p') \text{ en dispersion} = \text{Variance de } \left[\Sigma_a\theta_{ap}\theta_{af}\left(\frac{h+i}{2} + \frac{N-1}{2}l\right)\right]$$

d'où $$E(R^2(p, p') \text{ en dispersion} = NV\left(h + \frac{i}{2} + \frac{N-1}{2}l\right)^2 \qquad (4\ ter)$$

Expression du test d'épistasie du croisement triple

Ce test calcule la variance de $[Y_{fp} + Y_{fp'} - Y_f] = T$.

Si les deux parents sont en association complète, on a exactement :

$$T = \text{Variance de } \left[\Sigma_{a<a'}\theta_{af}\theta_{a'f}\frac{(l-i)}{2}\right] \qquad (5)$$

Dans ce cas, si $i = l$, l'épistasie ne sera pas décelée.

Si les deux parents sont en dispersion, on a approximativement pour les termes en j :

$$T = \text{Variance de } \left[\Sigma_{a<a'}\theta_{af}\theta_{a'f}\frac{(l\theta_{ap}\theta_{a'p} - i)}{2}\right] \qquad (5\ bis)$$

Comparaison des estimations de $D = \Sigma V d^2$ *par l'essai diallèle et l'essai triple :*

D diallèle = Variance (Y_m) = Variance $(\Sigma_a \theta_{am} d + \Sigma_{a<a'} \theta_{am} \theta_{a'm} i)$.

Si les deux parents sont en phase d'association complète, on a exactement : D Triple = Variance $(Y_{fp} + Y_{fp'})$.

$$D \text{ Triple } = \text{ Variance } \left[\Sigma_a \theta_{af} d + \Sigma_{a<a'} \theta_{af} \theta_{a'f} \frac{(l+i)}{2} \right] \qquad (6\ bis)$$

Si les deux parents sont en phase de dispersion complète, on a approximativement pour les termes en j :

$$D \text{ Triple } = \text{ Variance } \left[\Sigma_a \theta_{af} d + \Sigma_{a<a'} \theta_{af} \theta_{a'f} \frac{(l \theta_{ap} \theta_{a'p} + i)}{2} \right] \qquad (6\ ter)$$

Ces formules appellent quelques commentaires :

— Les caractères strictement additifs (sans dominance, sans épistasie)engendrent des mesures de distances toujours nulles, donc sans intérêt pour différencier les lignées.

— La limite supérieure du nombre de gènes différents décelables dans les lignées dépend du nombre de locus qui présentent chez les testeurs une variabilité $(V_a \neq 0)$.

— Les effets d'épistasie de type j apparaissent négligeables sur les statistiques étudiées.

— Si les deux parents sont en phase d'association complète, et si $i = l$, l'épistasie passe inaperçue au niveau du test d'épistasie triple, des valeurs de l'hétérosis et de la distance entre les 2 parents. Les estimations D diallèle et D Triple sont égales.

— Les formules (3) et (4) montrent bien la relation entre l'hétérosis et la distance tels que définis ici, surtout chez les parents des lignées.

Chez les lignées, la relation est compliquée surtout à cause de l'épistasie de type l et la covariance.

Le terme prépondérant de l'expression (4) est $h + \frac{i}{2} + \frac{N-1}{2} l$ qui correspond au terme $h + \frac{i}{2} + \frac{n-1}{2} l$ de l'expression (3).

Ces deux termes peuvent être vus comme la dominance apparente d'un locus respectivement dans la mesure de distance et dans la mesure d'hétérosis. Ces deux effets de dominance apparente ne sont égaux que pour les parents (P, P') ou les lignées extrêmes. Pour que la corrélation entre hétérosis et distance soit forte, il faut au moins que $h + \frac{i}{2} + \frac{N-1}{2} l$ garde le même signe à tous les locus.

— Montrons que si les unités à tester M sont différentes des unités servant de testeurs F, l'effet des covariances sur les distances est fortement réduit, ceci sans aucune hypothèse sur les structures génotypiques des M et des F.

On suppose ici l'absence d'épistasie :

$$R^2(m, m') = h^2 \Sigma_a \frac{(\theta_{am} - \theta_{am'})^2}{4} V_{af} + h^2 \Sigma_{a \neq a'} \frac{(\theta_{am} - \theta_{am'})(\theta_{a'm} - \theta_{a'm'})}{4} C_{aa'f}$$

Le terme avec les covariances comprend $n(n-1)$ éléments tels que $\theta_{am'} = -\theta_{am}$.

Dans ce cas, le terme des covariances comprend la somme de $n(n-1)$ éléments $\theta_{am} \times \theta_{a'm} C_{aa',f}$.

Si les M sont distincts des F, ces éléments sont de signe quelconque et la somme est probablement voisine de zéro (c'est le cas des parents testés sur les lignées).

Si M = F, dans chaque élément, $\theta_{am}\theta_{a'm}$ est le plus souvent du même signe que $C_{aa',f}$ et la somme des éléments est le plus souvent positive.

Dans le présent travail, avec la structure particulière des lignées, il a été possible de chiffrer la valeur moyenne du terme $D_{aa',m} = \theta_{am}\theta_{a'm}C_{aa'}$ (voir tabl. 1).

Toujours dans le présent modèle, calculons la moyenne des r^2 distances $\overline{R^2}$:

$$\overline{R^2} = \Sigma a \frac{1}{2} V_{am} V_{af} h^2 + \Sigma_{a \neq a'} \frac{1}{2} C_{aa',m} C_{aa',f} h^2$$

Sur l'expression de $\overline{R^2}$, on voit également que si M $\neq$ F, les termes $C_{aa',m} \times C_{aa',f}$ sont de signe variable et leur somme est sans doute voisine de zéro. Si M = F l'effet des covariances est positif. Ceci sans aucune hypothèse sur la structure du matériel.

2.2. — *Utilisation des formules*

Retrouver l'analyse classique du diallèle :

L'analyse classique suppose l'absence d'épistasie et $C_{aa'} = 0$ dans notre échantillon particulier.

On a alors les expressions simplifiées :

$$He(m, m') = \Sigma_a \frac{(\theta_{am} - \theta_{am'})^2}{4} h$$

$$R^2(m, m') = \Sigma_a \frac{(\theta_{am} - \theta_{am'})^2}{4} V_a h^2$$

La moyenne et la variance des r^2 statistiques He sont :

$$\overline{He} = \frac{1}{2} \Sigma_a V_a h$$

$$VHE = \Sigma_a \frac{2V_a - V^2{}_a}{4} h^2 \qquad (7)$$

La moyenne des r^2 distances vaut :

$$\overline{R^2} = \Sigma_a \frac{V^2{}_a}{2} h^2$$

Sachant que $V_a = 4uava$, on déduit immédiatement de (7) les estimations des paramètres génétiques h_2, H_2, H_1 :

$$\begin{aligned} h_2 &= (\Sigma 2uvh)^2 = (\overline{He})^2 \\ H_2 &= \Sigma 16u^2v^2h^2 = 2\overline{R^2} \\ H_1 &= \Sigma 4uvh^2 = \overline{R^2} + 2VHE \end{aligned} \qquad (8)$$

Remarquons que les formules (8) sont une façon sans doute plus élégante de calculer les paramètres h_2, H_1, H_2 mais exactement équivalente à la méthode classique fondée sur les statistiques (V_r, W_r).

En effet $(\overline{He})^2$ est égal au terme $(mL_1 - mL_0)^2$ de HAYMAN (1954).

Exprimons $\overline{R^2}$ et VHE en fonction des termes V_I, V_P, $V_{\bar{r}}$, $\overline{V}_r$, $W_{\bar{r}}$ de MATHER et JINKS (1971) :

$$R^2_{ij} = \Sigma_t (s_{it} - s_{jt})^2 / R \text{ avec } s_{it},\ s_{jt} \text{ comme A.S.C.}$$

$$\overline{R^2} = \Sigma_{ij} R^2_{ij} / R^2 = 2\,\Sigma_{it} s^2_{it} / R^2 = 2V_I = \frac{1}{2} H_2$$

$$VHE = \text{Variance}\left(y_{ij} - \frac{y_{ii} + y_{jj}}{2}\right) = 2V_{\bar{r}} + V_I + \frac{1}{2} V_p - 2W_{\bar{r}}$$

Sachant que $V_I = \overline{V}_r - V_{\bar{r}}$, on retrouve bien les expressions de MATHER et JINKS (1971, p. 269) :

$$H_1 = \overline{R^2} + 2VHE = V_P + 4\overline{V}_r - 4W_{\bar{r}}$$

Ajustement du modèle

Il s'agit de trouver les paramètres $h + \frac{i}{2}$, l et les 36 n associés aux 36 couples de lignées qui permettent avec les formules (3) et (4) d'approcher au mieux les hétérosis et distances observées, ceci dans le cas où la corrélation observée entre hétérosis et distance est forte.

Une méthode d'estimation rigoureuse n'a pas été trouvée. Dans un premier temps, on a estimé l'ensemble des n et $h + i/2$ en posant $l = 0$.

En pratique, i étant lié à h, on parlera de h à la place de $h + i/2$.

Pour tout couple M, M' on a $n = He(m, m')/h$ qui introduit dans (4) donne une distance calculée R^2_c :

$$R^2_c = (V - C_2) h He(m, m') + C_2 H^2_e(m, m')$$

Un programme informatique permet de trouver la valeur h qui minimise la fonction $\Sigma(R^2 \text{ calculé} - R^2 \text{ observé})^2$ pour les 36 couples.

Avec cette valeur h, on estime alors pour chaque couple M, M', *nhe* le nombre de locus différents d'après l'hétérosis et nR^2 le nombre de locus différents d'après la distance.

Le graphique des points (nhe, nR^2) permet d'apprécier si ceux-ci sont alignés sur la bissectrice.

Les formules (3) et (4) doivent permettre d'expliquer le cas échéant les déviations par rapport à la bissectrice par des valeurs l non nulles.

Chaque série de 36 valeurs *nhe* et nR^2 est utilisée pour estimer le nombre N de locus variables dans les neuf lignées.

En effet $n(m, m') = \Sigma_a \frac{(\theta_{am} - \theta_{am'})^2}{4}$.

La moyenne $\overline{n}$ et la variance V_n ont les espérances suivantes (voir tabl. 1) :

$$E(n) = NV/2 \qquad (9)$$

$$E(V_n) = N(2V - V_2 + (N - 1)C_2)/4 \qquad (10)$$

Les relations (9) et (10) permettent une estimation de N.

En définitive, si les 4 estimations de N concordent et si le graphique montre un bon alignement des points sur la bissectrice, on regroupe ces diverses estimations de n et N en une seule estimation.

On obtient une série de valeurs n qui sont des mesures de distances indépendantes des effets génétiques et qu'on peut appeler distances standardisées.

La comparaison des séries n correspondant à deux caractères a un sens.

Recherche d'une distance générale

Dans la mesure où plusieurs caractères ont pu être grossièrement ajustés, on dispose pour chaque couple m, m' de plusieurs valeurs n. Il serait intéressant de calculer une sorte de distance générale combinant les distances particulières standardisées « n ». Pour ce faire, on utilise la matrice des covariances entre les différents vecteurs (n) des différents caractères.

On a en espérance :

$$\text{Covariance } (n_i, n_j) = N_{ij}(2V - V_2 + (N_{ij} - 1)C_2)/4 \qquad (11)$$

n_i désigne le vecteur des distances pour le caractère i.
N_{ij} désigne le nombre de locus communs aux caractères i et j.
De (11) on peut calculer N_{ij}.

L'examen des différents N_i et N_{ij} permet de construire une distance générale R_g qui évite de compter le même locus plusieurs fois :

$$R^2_g = n_1 + \left(1 - \frac{N_{12}}{N_2}\right) n_2 + \left(1 - \frac{N_{13} + N_{23}}{N_3}\right) n_3 + \ldots \qquad (12)$$

Un nouveau caractère C_i est ajouté dans la mesure où ses locus ne sont pas déjà inclus dans les caractères C_j précédents.

Le nombre de ces locus déjà inclus est estimé par $\Sigma_j N_{ij}$.

L'assemblage est arrêté quand $\Sigma_j N_{ij} = N_i$ pour tout nouveau caractère.

Les distances combinées avec la formule (12) sont choisies avec des N_{ij} le plus faible possible et des N_i le plus fort possible.

La vraisemblance de R^2_g peut être appréciée en calculant les covariances de R^2_g avec les distances (n_i). Il faut que covariance $(R^2_g, n_i) \neq$ variance (n_i).

2.3. — *Estimation des distances et des hétérosis*

En fait la moyenne génotypique Y_{fm} n'est pas connue. On dispose de la moyenne phénotypique P_{fm} telle que :

$$P_{fm} = Y_{fm} + \varepsilon_{fm}$$

Comme d'habitude, on suppose que les ε_{fm} sont des aléatoires d'espérance zéro et de variance σ^2. On a alors les estimations :

$$\widehat{R}^2(m, m') = \Sigma_f \frac{(P_{fm} - P_{fm'})^2}{r} - \frac{(\Sigma_f(P_{fm} - P_{fm'}))^2}{r^2} - \frac{2(r^2 - r + 1)}{r^2} s^2_e$$

$$He(m, m') = P_{mm'} - \frac{P_m + P_{m'}}{2}$$

$$VHE = \Sigma_{mm'} \frac{H^2_e\ (m, m')}{r^2} - \frac{(\Sigma_{mm'} He(m, m'))^2}{r^4} - \frac{r(r-1)}{r^4}\left[(r^2 - 2)s^2_e + \frac{r^2 - 2r + 2}{2} s^2_p\right]$$

s^2_e est l'estimation de σ^2_e sur les hybrides.
s^2_p est l'estimation de la variance erreur sur les lignées (considérée uniquement pour l'hétérosis).

Résultats

Corrélation distance — hétérosis

Le premier résultat à rapporter qui donne de la consistance aux analyses ultérieures est la corrélation entre distance R^2 et hétérosis (on ne s'occupe en fait que du carré de la distance).

Ces corrélations expérimentales sont calculées sur les 36 couples différents observés.

Dans le tableau 2, on voit que sauf pour le caractère NE, les corrélations (R^2, He) sont très fortes. Par contre, si on remplace l'hétérosis par la valeur de la F_1, on obtient une forte diminution de la corrélation.

Les formules (3) et (4) expliquent bien ce résultat si on admet que les locus agissent tous dans le même sens.

Ce résultat conduit à se méfier de certaines autres mesures de l'hétérosis utilisées dans la littérature pour établir un lien entre l'hétérosis et la diversité enzymatique ou génétique telles que la valeur de la F_1 ou la différence entre la F_1 et un des deux parents (Zali et Allard, 1976).

D'autre part, ce résultat permet de penser que tout se passe comme si les gènes agissant sur un caractère se classaient en deux catégories : ceux dont l'action est faible et s'exprime sous forme d'un « bruit de fond », et ceux dont l'action est forte. Pour ces derniers, *grosso modo* la dominance apparente $\left(h + \frac{i}{2} + \frac{N-1}{2} l\right)$ associée à un locus garde un signe constant d'un locus à l'autre.

La très faible corrélation observée chez le caractère NE s'explique au contraire par des effets géniques de signe variable. La figure 1 concernant NE illustre bien cette interprétation : à un niveau donné de R^2, la moyenne des hétérosis est nulle mais la fluctuation de l'hétérosis augmente avec le niveau de R^2. Cela signifie que les n gènes différents sont un mélange en proportion variable de gènes à effets positifs et de gènes à effets négatifs. Pour un tel caractère, une analyse génétique plus approfondie n'a pas été tentée.

Paramètres génétiques classiques

Le calcul des paramètres h_2, H_2, H_1 à partir des statistiques classiques (V_r, W_r) a permis de vérifier numériquement que ces estimations sont exactement les mêmes que celles obtenues par les formules (8), comme prévu par la théorie.

Analyse génétique approfondie

On a essayé de reconstituer la liaison curvilinéaire observée entre hétérosis et distance à l'aide d'un modèle sans épistasie mais avec les covariances C_2. Le paramètre h a été ajusté suivant la technique exposée au chapitre Méthodes.

Les figures 2 présentent l'ajustement obtenu, sous la forme suivante : en abscisse, le nombre n de gènes estimé sur R^2, en ordonnée le nombre n de gènes

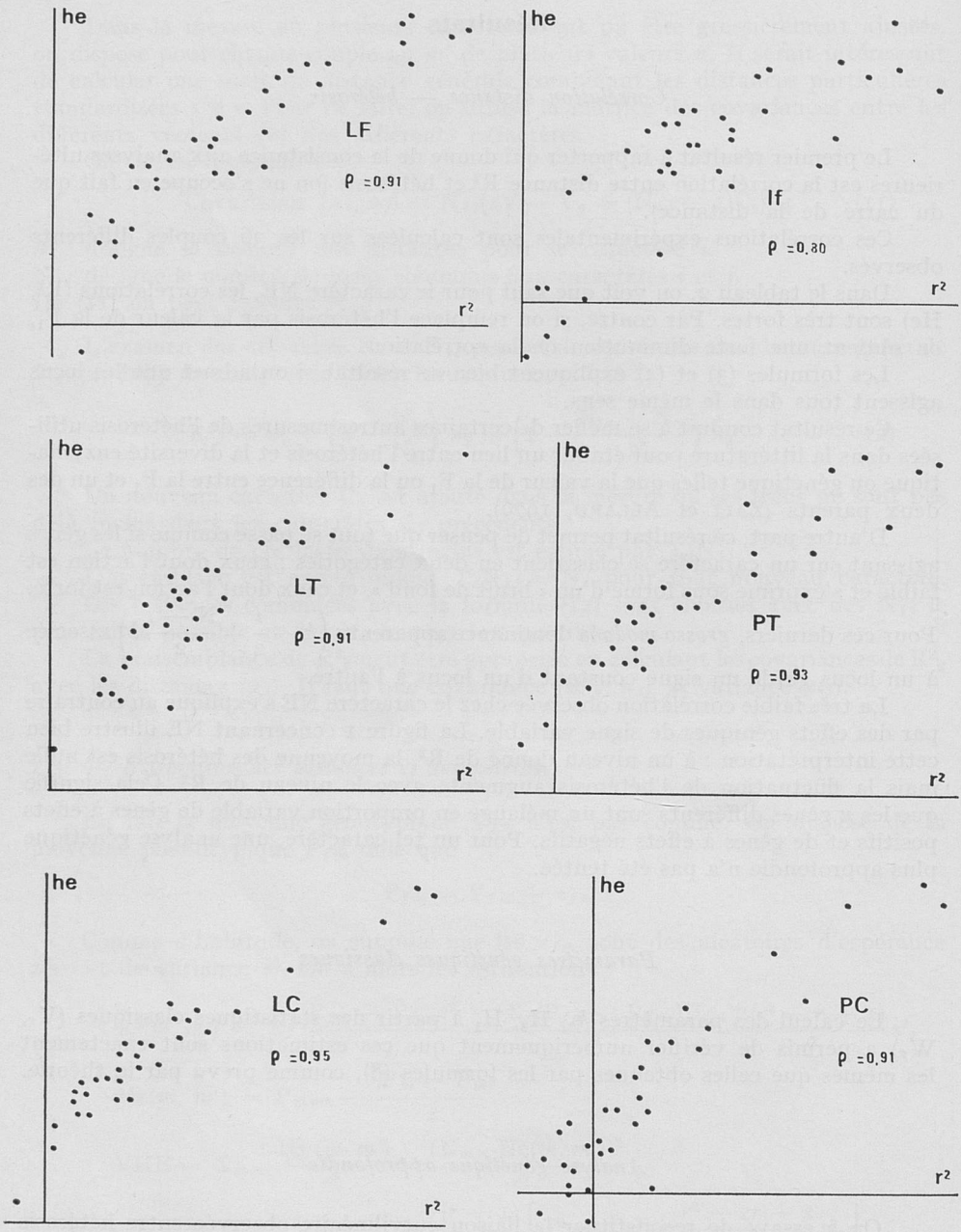

he
LF
ρ =0,91
r²
he
lf
ρ =0,80
r²
he
LT
ρ =0,91
r²
he
PT
ρ =0,93
r²
he
LC
ρ =0,95
r²
he
PC
ρ =0,91
r²

FIG. 1.

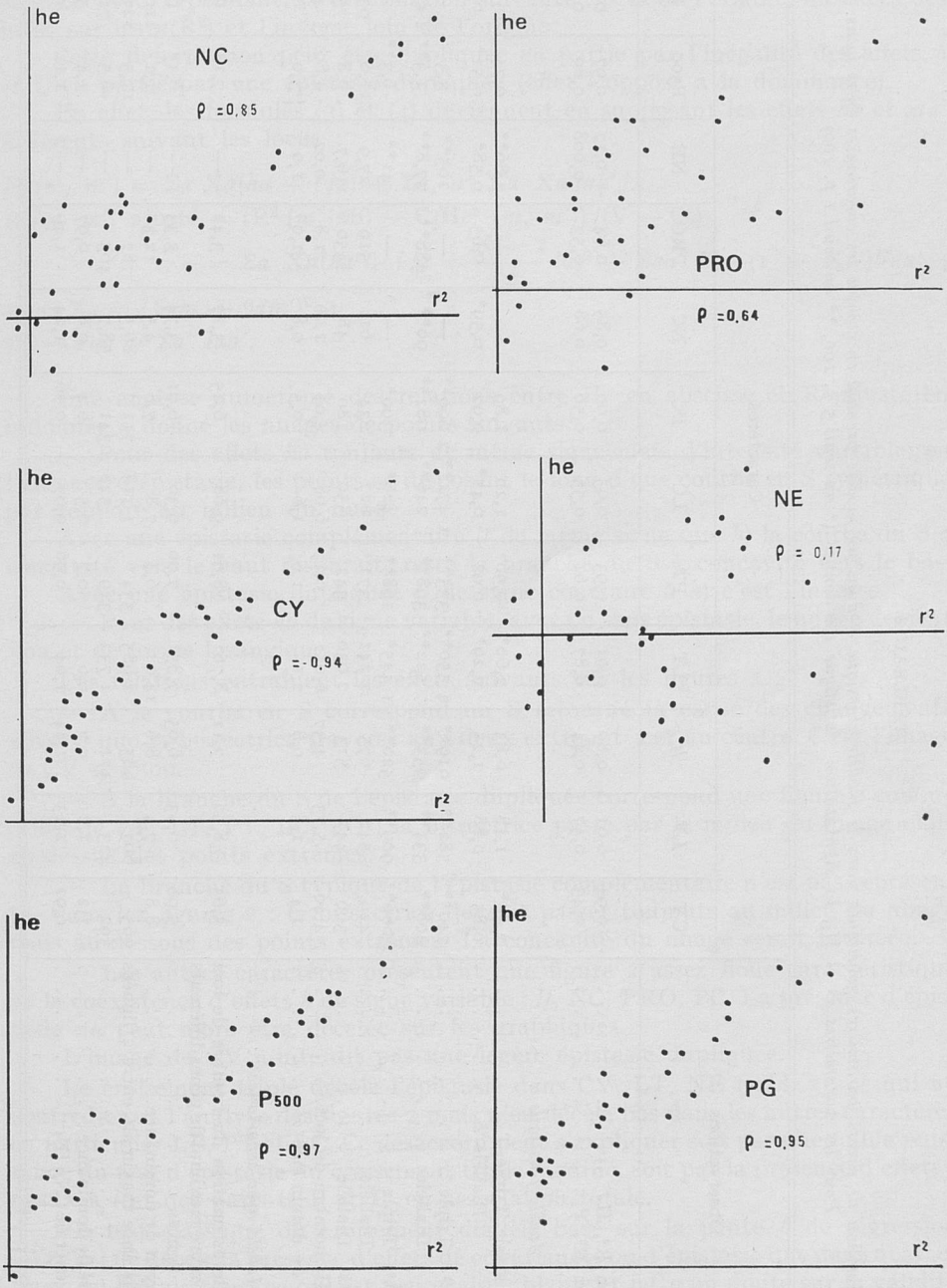


FIG. 1. — *Représentation des 36 couples de lignées par leur hétérosis (He) et leur distance (R^2).*
ρ = corrélation entre He et R^2

TABLEAU 2

Estimation de divers paramètres génétiques dans le modèle classique et dans un modèle prenant en compte les covariances entre locus. Pour les paramètres D et H_1, la signification statistique est donnée (au seuil 5 p. 100, ** au seuil 1 p. 100)*

Observations	Caractères											
	CY	LF	*lf*	LT	PT	LC	PC	NC	PRO	NE	P500	PG
Corrélation R^2, H_e	— 0,94	0,91	0,80	0,91	0,93	0,95	0,90	0,85	0,64	— 0,17	0,97	0,95
Corrélation R^2, F_1	— 0,43	0,47	0,44	0,87	0,61	0,53	0,50	0,68	0,57	0,008	0,89	0,94
Modèle classique :												
Test d'épistasie Triple T	2,48*	1,18	0,83	2,60*	0,96	1,20	1,89	—	—	3,86**	0,74	—
Diallèle *b*	0,85	0,88	1,25	0,29*	0,92	0,41*	0,92	0,59*	0,65	0,58*	0,52*	0,10*
$D = \Sigma V d^2$ Triple	740**	582**	919**	4 550**	335**	1 471**	2 290**	—	—	105**	3,3	—
Diallèle	208**	334**	953**	522**	398**	246**	982**	90**	488**	27,8**	1,3**	2 014**
$H_1 = \Sigma V h^2$ Triple	1 060**	909**	520**	1 445*	168**	426*	390*	—	—	41**	6,3**	—
Diallèle	429	542	675	2 241	372	627	234	61	519	27,9	11,6	93 134
$H_2 = \Sigma V^2 h^2$ Diallèle	366	447	513	2 030	342	550	180	48	456	16,7	8,8	75 084
$N = 4h^2/H_2$ nombre de loci	4,40	5,73	4,37	6,05	6,17	6,68	4,02	2,00	1,8	0,02	4,89	4,83
h/d degré de dominance	1,4	1,3	0,8	2,1	1,0	1,6	0,5	0,8	1,0	1,0	3,0	6,8
Modèle avec covariances :												
N′ nouvelle estimation du nombre de loci	5,65	8,59	7,11	8,76	8,91	9,68	6,25	3,27	3,41	—	7,11	6,60
n Max: nombre maximal de gènes différents entre 2 lignées	5,96	6,93	6,05	7,85	7,70	9,30	6,91	3,74	3,33	—	6,17	6,84
h effet moyen de dominance	8,8	7,3	8,6	14,9	6,4	7,8	7,8	4,5	12,3	—	1,2	110
R^2 Max distance maximale entre 2 lignées	665	607	685	2 985	554	1 118	711	86,5	787	—	11,5	129 147
$N'Vh^2$	392	413	471	1 733	329	528	341	58,7	463	—	8,5	71 075
$(h/d)'$ degré de dominance	1,2	1,2	0,7	0,6	0,7	0,5	0,4	0,8	0,97	—	1,4	5,9
Distance générale : N_{ji}/N_i	0,92	1,23	1,24	1,04	0,96	0,97	0,76	1,14	1,49	—	1,11	1,06

estimé sur l'hétérosis. On peut voir en gros les points se répartir le long de la bissectrice avec, cependant, la déformation suivante : près de l'origine, un excès des $n(he)$ sur les $n(R^2)$ et l'inverse loin de l'origine.

Cette déformation peut être expliquée en partie par l'inégalité des effets h et l, en partie par une épistasie dupliquée (effet l opposé à la dominance).

En effet, les formules (3) et (4) deviennent en supposant les effets ha et laa' différents suivant les locus :

$$He(m,\ m') = \Sigma a\ Xa(ha + i/2) + \Sigma a,\ a'\ Xa\ Xa'laa'/2$$

$$R^2(m,\ m') \text{ ajusté} = (R^2\ (m,\ m') - C_2He^2\ (m,\ m'))/(V - C_2)$$

$$= \Sigma a\ Xa(ha + i/2 + \frac{N-1}{2} la)^2 + \Sigma aa'\ Xa\ (1 - Xa')l^2aa'/4$$

avec $X_a = (\theta am - \theta am')^2/4$

$(N-1)l_a = \Sigma a'\ laa'$.

Une analyse numérique des relations entre He en abscisse et R^2 ajusté en ordonnée a donné les nuages de points suivants :

— Pour des effets ha toujours de même signe mais d'intensité variable, en l'absence d'épistasie, les points se disposent le long d'une courbe en S symétrique par rapport au milieu du nuage.

Avec une épistasie complémentaire (l de même signe que h) la courbe du S à concavité vers le haut disparaît, reste la branche du S à concavité vers le bas.

Avec une épistasie dupliquée (l de signe contraire à h) c'est l'inverse.

— Pour des effets ha de signe variable, avec ou sans épistasie, le nuage devient flou et de forme losangique.

Ces relations entraînent les effets suivants sur les figures 2 :

— A la courbe en S correspond un S retourné (à cause des changements d'axes) que la bissectrice traverse aux deux extrémités et au centre. C'est l'image de CY et P500.

— A la branche du S de l'épistasie dupliquée correspond une figure 2 comme celles de LF, LT, PT, LC, PG : la bissectrice passe par le milieu du nuage mais au-dessus des points extrêmes.

— La branche du S typique de l'épistasie complémentaire n'est pas représentée dans les figures 2 : la bissectrice devrait passer toujours au milieu du nuage mais au-dessous des points extrêmes. La concavité du nuage serait inversée.

— Les autres caractères présentent une figure 2 assez floue caractéristique de la coexistence d'effets h de signe variable : lf, NC, PRO, PC. La présence d'épistasie ne peut alors être décelée sur les graphiques.

L'image de CY n'interdit pas une légère épistasie dupliquée.

Le croisement triple décèle l'épistasie dans CY, LT, NE (tabl. 2), ce qui ne contredit pas l'analyse des figures 2 mais n'en décèle pas dans les autres caractères en particulier LF, PT et LC. Ce désaccord peut s'expliquer soit par une faible puissance du test d'épistasie du croisement triple modifié, soit par la présence d'effets i égaux à l et des parents P et P′ en association totale.

Le test classique du croisement diallèle basé sur la pente b de régression (Wr/Vr) ne décèle la présence d'effets de covariances ou d'épistasie que dans 6 caractères, au lieu de tous, ce qui est peu vraisemblable et jette un doute sur la validité de ce test (tabl. 2).

En l'absence de conclusions sûres quant à l'épistasie, le modèle sans épistasie ajusté au mieux (fig. 2) fournit les estimations de la dominance apparente moyenne

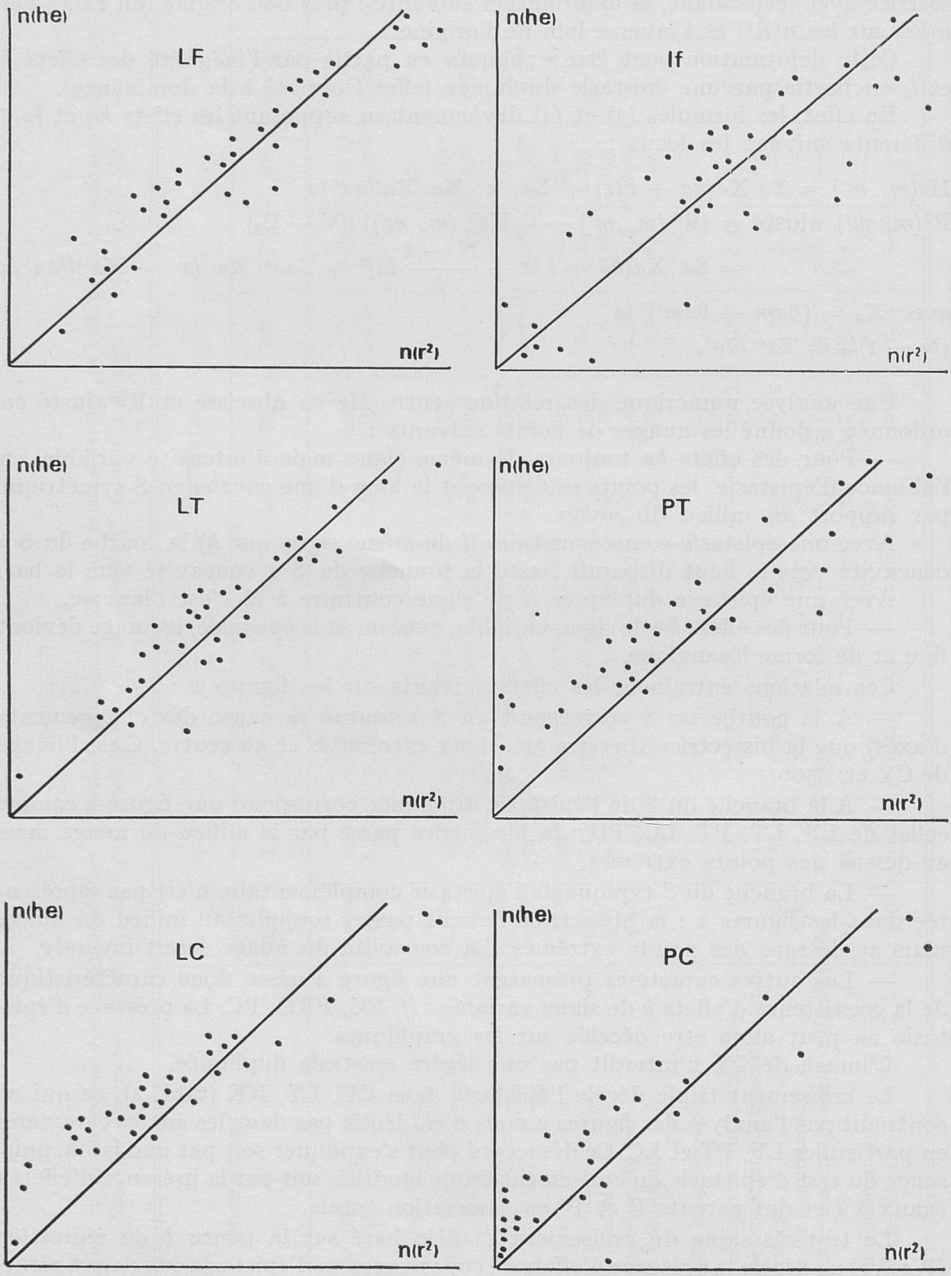


FIG. 2.

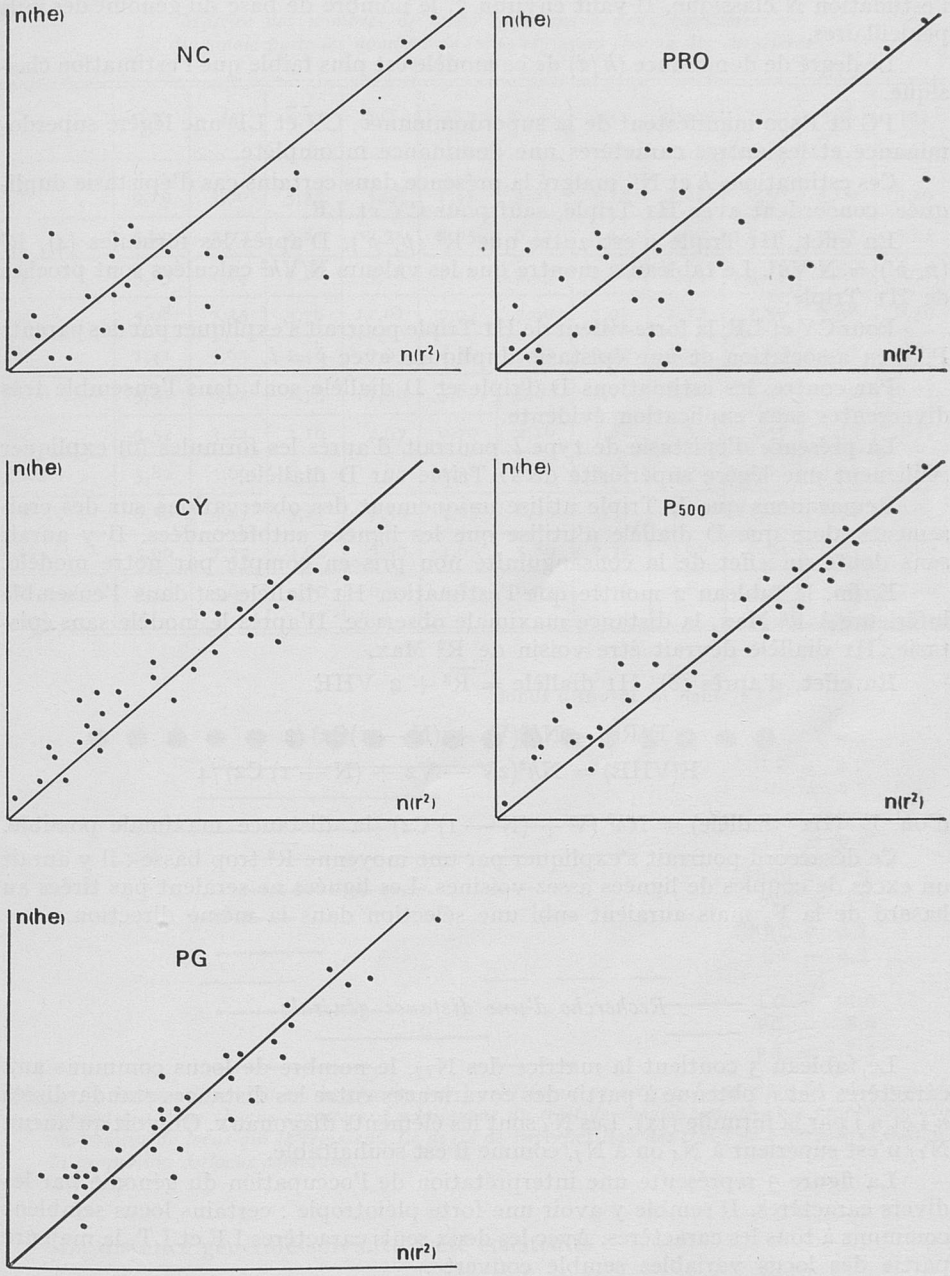


FIG. 2. — *Représentation des 36 couples de lignées par* n (he) *et* n(R^2) *les estimations sur l'hétérosis et sur la distance du nombre de gènes différents, par ajustement des formules (3) et (4). La droite représente la première bissectrice.*

et du nombre total de gènes en cause (N′ du tabl. 2). Ce nombre reste voisin de l'estimation N classique. Il vaut environ 7, le nombre de base du génome des mils penicillaires.

Le degré de dominance (h/d) de ce modèle est plus faible que l'estimation classique.

PG et P500 manifestent de la superdominance, CY et LF une légère superdominance et les autres caractères une dominance incomplète.

Ces estimations h et N′, malgré la présence dans certains cas d'épistasie dupliquée, concordent avec H1 Triple, sauf pour CY et LF.

En effet, H1 Triple n'est autre que R^2 (p, p'). D'après les formules (4), R^2 (p, p') = $N'Vh^2$. Le tableau 2 montre que les valeurs $N'Vh^2$ calculées sont proches de H1 Triple.

Pour CY et LF, la forte valeur de H1 Triple pourrait s'expliquer par des parents P,P′ en association et une épistasie dupliquée avec $i = l$.

Par contre, les estimations D Triple et D diallèle sont dans l'ensemble très divergentes sans explication évidente.

La présence d'épistasie de type l pourrait d'après les formules (6) expliquer seulement une légère supériorité de D Triple sur D diallèle.

Remarquons que D Triple utilise uniquement des observations sur des croisements alors que D diallèle n'utilise que les lignées autofécondées. Il y aurait sans doute un effet de la consanguinité non pris en compte par notre modèle.

Enfin, le tableau 2 montre que l'estimation H1 diallèle est dans l'ensemble inférieure à R^2 Max, la distance maximale observée. D'après le modèle sans épistasie, H1 diallèle devrait être voisin de R^2 Max.

En effet, d'après (8), H1 diallèle = $\overline{R^2} + 2$ VHE

$$E(\overline{R^2}) = Nh^2(V_2 + (N - 1)C2)/2$$
$$E(VHE) = Nh^2(2V - V2 + (N - 1)C2)/4$$

d'où E (H1 diallèle) = Nh^2 (V + (N — 1) C2) la distance maximale possible.

Ce désaccord pourrait s'expliquer par une moyenne $\overline{R^2}$ trop basse : il y aurait un excès de couples de lignées assez voisines. Les lignées ne seraient pas tirées au hasard de la F_2 mais auraient subi une sélection dans la même direction.

Recherche d'une distance générale

Le tableau 3 contient la matrice des N_{ij}, le nombre de locus communs aux caractères i et j, obtenue à partir des covariances entre les distances standardisées $n\,i$ et $n\,j$ par la formule (11). Les N_i sont les éléments diagonaux. On voit qu'aucun N_{ij} n'est supérieur à N_i ou à N_j, comme il est souhaitable.

La figure 3 représente une interprétation de l'occupation du génome par les divers caractères. Il semble y avoir une forte pléiotropie : certains locus semblent communs à tous les caractères. Avec les deux seuls caractères LF et LT, la majeure partie des locus variables semble couverte.

Tout semble se passer comme si les « gènes » visibles à segrégation indépendante étaient en gros les 7 chromosomes de base du génome des petits mils. Chaque chromosome porterait un ou parfois deux gènes à effet important pour chaque caractère.

TABLEAU 3

Matrice des nombres de locus communs à deux caractères.
La diagonale porte les nombres de locus régissant chacun des caractères

	LT	*lf*	CY	LC	PC	P500	NC	PRO	PT	LF	PG
LT . . .	*9,19*	5,60	5,25	5,98	1,41	5,91	3,52	3,82	6,56	5,60	5,29
lf . . .	5,60	*7,74*	2,84	7,35	5,65	6,12	3,24	3,69	5,97	7,22	5,65
CY. . . .	5,25	2,84	*6,26*	3,78	1,48	2,75	2,16	1,55	3,21	2,62	2,70
LC . . .	5,98	7,35	3,78	*11,01*	7,93	7,90	1,97	2,77	7,39	7,36	6,39
PC . . .	1,41	5,65	1,48	7,93	*8,59*	5,67	0,70	1,23	4,05	4,67	3,87
P500 . . .	5,91	6,12	2,75	7,90	5,67	*7,88*	2,16	2,09	6,95	5,89	6,04
NC. . . .	3,52	3,24	2,16	1,97	0,70	2,16	*3,82*	2,58	1,57	2,75	3,76
PRO . . .	3,82	3,69	1,55	2,77	1,22	2,08	2,58	*3,71*	1,27	3,97	2,85
PT . . .	6,56	5,97	3,21	7,39	4,05	6,95	1,57	1,27	*10,18*	6,94	5,37
LF . . .	5,60	7,22	2,62	7,36	4,67	5,89	2,74	3,97	6,94	*9,23*	9,08
PG. . . .	5,29	5,65	2,70	6,39	3,87	6,03	3,76	2,84	5,37	5,08	*7,20*

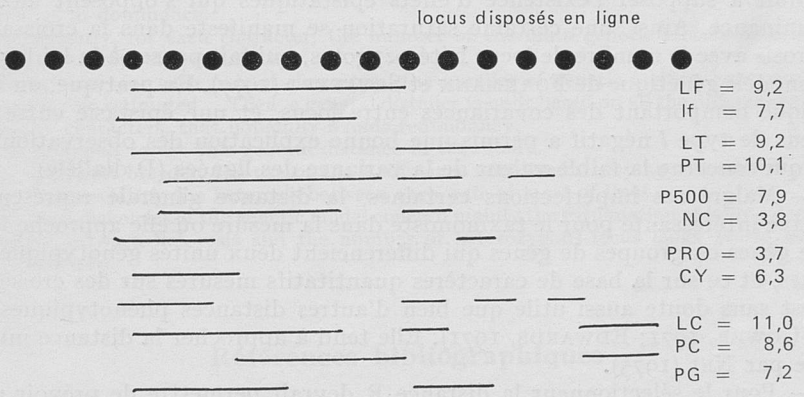


FIG. 3. — *Schéma d'occupation du génome par les différents caractères. Le nombre de locus occupés est indiqué pour chaque caractère. La longueur du trait de chaque caractère est proportionnelle au nombre de locus qui le régissent. Le degré de superposition des traits de 2 caractères indique la proportion de locus communs.*

La distance générale suivante a été construite :

$$R^2_g = n(LF) + 0{,}39n(LT) + 0{,}22n(LC) + 0{,}16n(CY)$$

Le nombre de gènes N_g couvert par cette distance vaut 13,9 ou 15 suivant les estimations des formules (9) ou (10).

R^2_g traduit donc environ 2 fois plus de locus qu'un caractère particulier.

La dernière ligne du tableau 2 donne le rapport N_{gi}/N_i du nombre de locus communs à la distance générale et au caractère i avec le nombre de locus du caractère i.

Les résultats sont satisfaisants : dans l'ensemble, le rapport est voisin de 1. Donc la distance générale recouvre sans redondance les locus des caractères particuliers.

Enfin, la corrélation entre la distance générale et la distance PG (poids de grain) pour les 36 paires de lignées vaut 0,54. La distance générale n'est donc pas un très bon prédicteur du rendement bien qu'elle couvre tous les locus du rendement.

Conclusion

La confrontation des données observées dans les essais Triple et Diallèle nous a conduit aux conclusions suivantes.

— Les statistiques de distances R^2 et d'hétérosis He permettent l'estimation des paramètres h_2, H_1, H_2 dans le cadre de l'analyse classique.

Elles donnent une idée des différences de structure génotypique entre lignées, sans hypothèse particulière.

Elles apparaissent à tout le moins, complémentaires des statistiques (V_r, W_r).

— La corrélation expérimentale entre R^2 et HE est apparue très forte dans 11 cas sur 12.

— Dans le cas de forte corrélation, l'approfondissement de l'analyse classique a conduit à supposer l'existence d'effets épistatiques qui s'opposent aux effets de dominance. Ainsi, une certaine saturation se manifeste dans la croissance de l'hétérosis avec le nombre de locus hétérozygotes, qui fait penser à la loi logistique et au modèle génétique de Forkmann et Seyffert (1977). En pratique, un modèle génétique comportant des covariances entre locus, et une épistasie entre paires de locus de type l négatif a permis une bonne explication des observations, sauf en ce qui concerne la faible valeur de la variance des lignées (D diallèle).

— Malgré ses imperfections certaines, la distance générale représente une tentative intéressante pour le taxinomiste dans la mesure où elle approche le nombre de gènes ou groupes de gènes qui différencient deux unités génotypiques quelconques, et ce sur la base de caractères quantitatifs mesurés sur des croisements. Elle est sans doute aussi utile que bien d'autres distances phénotypiques (Rao, 1952; Gower, 1971; Edwards, 1971). Elle tend à approcher la distance minimale définie par Nei (1975).

— Pour le sélectionneur la distance R devrait permettre de prévoir pour le caractère rendement, l'hétérosis entre lignées à partir de croisements lignées × testeurs.

Le schéma 2 de la Caroline du Nord (Comstock *et al.*, 1948) croisant entre eux deux ensembles A et B d'unités génotypiques devrait présenter deux avantages: économie d'effort d'environ 50 p. 100 et réduction des effets de covariance sur les mesures de distances.

Considérons, en effet, les croisements de N individus A avec N individus B. La valeur des N^2 hybrides est directement observée. Les distances entre individus A et les distances entre individus B peuvent être calculées et servir d'estimations pour la valeur des hybrides A × A et B × B. Au total N^2 croisements permettent d'apprécier $N(2N - 1)$ hybrides.

L'économie est d'environ 50 p. 100.

Outre la réduction des effets de covariance (démontrée dans le chapitre des méthodes) l'utilisation de testeurs de distances distincts des unités à tester devrait permettre d'étudier l'évolution de l'hétérosis entre unités avec une croissance continue de la mesure de distance.

Le présent travail devrait donc être repris à partir des données expérimentales d'un schéma 2 de la Caroline du Nord incluant des unités génotypiques très diverses dans chacun des ensembles A et B.

Reçu pour publication en novembre 1977.

Summary

The use of HANSON *and* CASAS « *R* » *distance to analyse genetically nine inbred lines of Pearl Millet*

Nine F_5 inbred lines of pearl millet (*Pennisetum typhoides*) originating from the same F_2 population have been simultaneously studied in a diallel cross and in a modified triple test cross (JINKS *et al.* 1969) for a set of twelve quantitative characters.

Both trials have been analysed by considering the two sets of statistics: heterosis and squared distances R^2 (HANSON, CASAS, 1968).

It is first shown that the classical diallel analysis can be obtained by using these new statistics instead of the (V_r, W_r) statistics.

Among the twelve measured characters, eleven have shown a very strong correlation between heterosis and R^2 squared distances.

It is tempted to interpret those high correlations with a genetic model including covariances between locus states and 2 locus epistasis.

The model can be relatively well adjusted to the observations by considering type 1 epistasis in opposition to dominance.

Consequently, for each character, the number of the main genetic factors differentiating the lines is tentatively estimated.

Furthermore for each pair of characters, the number of genetic factors, common to both characters, is also estimated. Then, a general distance is built based on all the differences measured on all the characters, that hopefully avoids redundancy.

It is proposed to use this general distance in taxonomy.

For the plant breeder, the use of the R distance could reduce by an amount of 50 p. 100 the cost of appreciating the heterosis between each pair of a set of lines.

But the deficiencies of the genetic model concern mainly the explanation of inbred depression. The relation between heterosis and the number of heterozygous locus looks *grosso modo* like the logistic curve.

Références bibliographiques

CASAS E., HANSON W. D., WELLHAUSEN E. J., 1968. Genetic relationships among collections representing three mexican race composites of *Zea mays* L. *Genetics*, **59**, 299-310.

COMSTOCK R. E., ROBINSON H. F., 1948. The components of genetic variance in populations of biparental progenies and their use in estimating the average degree of dominance. *Biometrics*, **4**, 254-266.

EDWARDS A. W. F., 1971. Distances between populations on the basis of gene frequencies. *Biometrics*, **27**, 873-882.

FORKMANN G., SEYFFERT W., 1977. Simulation of quantitative characters by genes with biochemically definable action VI. Modifications of a simple model. *Genetics*, **85**, 557-572.

GOWER J. C., 1971. A general coefficient of similarity and some of its properties. *Biometrics*, **27**, 857-871.

HANSON W. D., CASAS E., 1968. Spatial relationships among eight populations of *Zea mays* L. utilizing information from a diallel mating design. *Biometrics*, **24**, 867-880.

HANSON W. D., MOLL R. H., 1973. Experimental evaluation of relationships among populations resulting from intergradation among cultivars of *Zea mays*. *Genetics*, **74**, 133-138.

HAYMAN B. I., 1954. The theory and analysis of diallel crosses. *Genetics*, **39**, 789-809.

JINKS J. L., PERKINS Jean-M., BREESE E. L., 1969. A general method of detecting additive dominance and epistatic variation for metrical traits. II. Application to inbred lines. *Heredity*, **24**, 45-57.

MATHER K., JINKS J. L., 1971. *Biometrical genetics*. Chapman and Hall, Londres, 382 p.

MOLL R. H., LONNQUIST J. H., VELEZ FORTUNO J., JOHNSON E. C., 1965. The relationships of heterosis and genetic divergence in maize. *Genetics*, **52**, 139-144.

NEI M., 1975. *Molecular population genetics and evolution*. North Holland, Amsterdam-Oxford, 288 p.

RAO C. R., 1952. *Advanced statistical methods in biometric research*. John Wiley-New York.

Van der VEEN J. H., 1959. Tests of non-allelic interaction and linkage for quantitative characters in generations derived from two diploid pure lines. *Genetica*, **30**, 201-232.

ZALI A. A., ALLARD R. W., 1976. The effect of level of heterozygosity on the performance of hybrids between isogenic lines of barley. *Genetics*, **84**, 765-775.

Annexe 1

Calcul de l'espérance de $R^2(m, m')$

La distance est mesurée dans un croisement diallèle $r \times r$.
M et M′ sont différents à n locus, identiques à $N - n$ locus.

$$R^2(m, m') = \text{Variance sur indice } f \text{ de } (Y_{mf} - Y_{m'f}).$$

$$\begin{aligned} Y_{mf} - Y_{m,f} = {} & \Sigma_a(\theta_{am} - \theta_{am'})da/2 + \Sigma_a(\theta_{am'} - \theta_{am})\theta_{af}ha/2. \\ & + \Sigma_{a<a'}\big[\theta_{am}\theta_{a'm} - \theta_{am'}\theta_{a'm'} + (\theta_{am} - \theta_{am'})\theta_{a'f} \\ & \qquad + (\theta_{a'm} - \theta_{a'm'})\theta_{af}\big]i_{aa'}/4. \\ & + \Sigma_{a<a'}\big[\theta_{af}\theta_{a'f}(\theta_{a'm'} - \theta_{a'm}) - \theta_{am'} + \theta_{am} \\ & \qquad + \theta_{a'f}(\theta_{am'}\theta_{a'm'} - \theta_{am}\theta_{a'm})\big]j_{a/a'}/4. \\ & + \Sigma_{a<a'}\big[\theta_{af}\theta_{a'f}(\theta_{am'} - \theta_{am}) - \theta_{a'm'} + \theta_{a'm} \\ & \qquad + \theta_{af}(\theta_{a'm'}\theta_{am'} - \theta_{a'm}\theta_{am})\big]j_{a'/a}/4. \\ & + \Sigma_{a<a'}\big[(\theta_{am'} - \theta_{am})\theta_{af} + (\theta_{a'm'} - \theta_{a'm})\theta_{a'f} \\ & \qquad + (\theta_{am}\theta_{a'm} - \theta_{am'}\theta_{a'm'})\theta_{af}\theta_{a'f}\big]l_{aa'}/4. \end{aligned}$$

Les termes sans indice f sont des constantes qui n'interviennent pas dans le calcul de $R^2(m, m')$.

Avec les hypothèses :

$$h_a = h,\ i_{aa'} = i,\ j_{a/a'} = j_{a'/a} = j,\ l_{aa'} = l \text{ et } \Sigma_a\theta_{af} = \Sigma_a\theta_{am} = 0,$$

les termes variables en i deviennent :

$$i/4\,\Sigma_a\theta_{af}\Sigma_{a'\neq a}(\theta_{a'm} - \theta_{a'm'}) = \Sigma_a\theta_{af}(\theta_{am'} - \theta_{am})i/4,$$

certains termes variables en j deviennent :

$$\Sigma_a \theta_{af} \theta_{am'} \Sigma_{a' \neq a} \theta_{a'f} = - \Sigma_a \theta_{am'} = 0,$$

les autres termes variables en j deviennent :

$$\Sigma_a \theta_{af} \theta_{am'} \Sigma_{a' \neq a} \theta_{a'm'} = - \Sigma_a \theta_{af} = 0.$$

Certains termes variables en l sont :

$$l/4 \, \Sigma_a \theta_{af} (\theta_{am'} - \theta_{am}) \Sigma_{a' \neq a} 1 = \Sigma_a \theta_{af} (\theta_{am'} - \theta_{am}) (N - 1) l/4.$$

Il vient alors en posant :

$$A = \Sigma_a \theta_{af} \frac{(\theta_{am'} - \theta_{am})}{2} \left(h + \frac{i}{2} + \frac{N - 1}{2} l \right)$$

$$B = \frac{l}{4} \Sigma_{a < a'} (\theta_{am} \theta_{a'm} - \theta_{am'} \theta_{a'm'}) \theta_{af} \theta_{a'f}$$

$R^2(m, m') =$ Variance $(A + B) =$ Variance $(A) +$ Variance $(B) + 2$ Covariance (A,B).

$$\text{Variance (A)} = \left(h + \frac{i}{2} + \frac{N - 1}{2} l \right)^2 \left[\Sigma_a \left(\frac{\theta_{am'} - \theta_{am}}{2} \right)^2 V_a + \Sigma_{a \neq a'} \left(\frac{\theta_{am'} - \theta_{am}}{2} \right) \left(\frac{\theta_{a'm'} - \theta_{a'm}}{2} \right) C_{aa'} \right].$$

Pour $N - n$ locus $\theta_{am'} - \theta_{am} = 0$, pour n locus $\dfrac{\theta_{am'} - \theta_{am}}{2} = \theta_{am'}$.

Variance (A) contient $n(n - 1)$ termes :

$$\theta_{am'} \theta_{a'm'} C_{aa'} = \theta_{am'} \theta_{a'm'} \left[\frac{\Sigma_i \theta_{ai} \theta_{a'i}}{r} - \frac{\Sigma_{ij} \theta_{ai} \theta_{a'j}}{r^2} \right].$$

Calculons la valeur moyenne d'un de ces termes dans l'ensemble de tous les échantillons de r lignées qu'il est possible de tirer de la F_1.

Sachant que

$$E(\theta_{ai} \theta_{aj}) = E(\theta_{ai} \theta_{a'i}) = 0$$

les termes non nuls de $E(\theta_{am'} \theta_{a'm'} C_{aa'})$ correspondent à $i = m'$, $j = m'$. Donc :

$$E(\theta_{am'} \theta_{a'm'} C_{aa'}) = \frac{1}{r} - \frac{1}{r^2} = \frac{r - 1}{r^2} = C_2$$

De même, $E(V_a = 1 - \Sigma_{ij} \theta_{ai} \theta_{aj} / r_2) = V = \dfrac{r - 1}{r}$, donc :

$$E(\text{Variance (A)}) = \left(h + \frac{i}{2} + \frac{N - 1}{2} l \right)^2 (nV + n(n - 1) C_2) \qquad (1)$$

Dans B, si a et a' appartiennent aux n locus $(a, a' \in n)$ ou si a et a' appartiennent aux $N - n$ locus $(a, a' \in N - n)$, le terme $\theta_{am} \theta_{a'm} - \theta_{a'm} \theta_{a'm'} = 0$.

Seuls sont différents de zéro les $n(N - n)$ termes tels que $a \in n$, $a' \in (N - n)$ qui sont de la forme $\frac{l}{4} 2\theta_{am}\theta_{a'm}\theta_{af}\theta_{a'f}$ donc $B = \frac{l}{2}\Sigma_{a\in n}\theta_{am}\theta_{af}\Sigma_{a'\in N-n}\theta_{a',m}\theta_{a',f}$.

La variance de B contient $n(N - n)$ termes de la forme variance $(\theta_{af}\theta_{a'f}) = 1 - \Sigma_{ij}\theta_{ai}\theta_{aj}\theta_{a',i}\theta_{a',j}/r^2$ $E(\theta_{ai}\theta_{aj}\theta_{a',i}\theta_{a',j}) = 1$ si $i = j$, elle est nulle autrement.

Donc :

$$E(\text{Variance } \theta_{af}\theta_{a,f}) = 1 - \frac{1}{r} = \frac{r-1}{r} = V$$

La variance de B contient aussi $n(N - n)[n(N - n) - 1]$ termes de la forme : Covariance $(\theta_{am}\theta_{af}\theta_{a'm}\theta_{a'f}, \theta_{am}\theta_{af}\theta_{a''m}\theta_{a''f})$ ou de la forme :

Covariance $(\theta_{am}\theta_{af}\theta_{a'm}\theta_{a'f}, \theta_{am''}\theta_{a''f}\theta_{a'''m}\theta_{a'''f})$ qui ont tous pour espérance $C_2 = \frac{r-1}{r^2}$.

Donc :

$$E\,[\text{Variance (B)}] = \frac{l^2}{4}[n(N - n)V + n(N - n)[n(N - n) - 1]C_2] \quad (2)$$

La covariance (A, B) contient $n \times n(N - n)$ termes non nuls de la forme $\left(h + \frac{i}{2} + \frac{N-1}{2}l\right) l/2$ Covariance $(-\theta_{am}\theta_{af}, \theta_{a'm}\theta_{a'f}\theta_{a''m}\theta_{a''f})$ avec $a, a' \in n$ et $a'' \in N - n$. Toutes ces covariances valent en espérance $-C_2$.

$$E[\text{Covariance (A, B)}] = -\frac{l}{2}\left(h + i/2 + \frac{N-1}{2}l\right)n^2(N - n)C^2 \quad (3)$$

Après assemblage des relations (1), (2) et (3) suivi d'une simplification, on trouve :

$$E[R^2(m, m')] = n(V - C_2)\left[\left(h + i/2 + \frac{N-1}{2}l\right)^2 + (N - n)l^2/4\right] + n^2C_2\left(h + i/2 + \frac{n-1}{2}l\right)^2$$

Annexe 2

Valeurs moyennes des croisements des neuf lignées entre elles (diallèle) et avec leurs 2 parents P et P' (Triple)

Chaque tableau présente deux caractères, l'un au-dessus de la diagonale, le second au-dessous de la diagonale.

Lignée		LT										
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	P	P′
PT	1	82,6 31,6	95,0	80,3	89,6	83,7	79,9	94,0	94,6	101,1	155	93
	2	33,6	68,5 28,2	73,6	80,8	79,4	78,4	87,8	83,4	93,3	153	75
	3	38,6	33,5	67,1 36,2	72,3	70,9	78,9	82,9	77,4	81,4	146	78
	4	35,4	32,7	34,1	64,5 27,1	78,7	75,9	82,8	82,7	80,4	146	91
	5	40,4	36,4	39,8	39,3	69,0 36,6	75,4	85,4	84,3	82,0	141	68
	6	39,9	38,8	41,6	41,1	40,1	64,9 39,8	80,1	85,3	88,2	146	71
	7	40,8	35,1	39,0	33,3	43,2	41,1	73,4 31,4	91,1	91,5	149	77
	8	36,8	33,4	35,4	31,1	41,7	40,9	35,2	73,4 28,8	86,5	158	72
	9	38,1	32,1	35,4	33,0	38,3	37,9	38,9	34,2	75,6 28,7	163	96
	P	32	30	34	30	34	36	38	34	30		
	P′	30	31	27	30	33	33	36	30	34		

Lignée		LF										
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	P	P′
lf	1	57,8 44,6	63,8	66,0	67,5	64,9	68,5	68,0	64,9	63,6	67	60
	2	47,7	53,9 36,0	63,7	66,1	65,1	68,0	64,2	62,7	63,8	66	58
	3	50,7	42,2	64,4 44,7	70,9	66,3	69,1	69,0	67,2	63,8	72	52
	4	48,5	45,3	47,7	59,1 37,6	70,7	71,7	67,1	65,1	67,1	62	63
	5	50,0	50,4	48,6	51,4	63,3 55,1	68,9	67,8	68,1	69,3	69	63
	6	54,6	54,4	48,8	52,2	52,7	67,4 54,4	68,8	72,4	69,2	69	63
	7	53,0	45,2	51,0	47,8	52,8	55,3	58,4 40,1	66,2	66,5	73	66
	8	47,9	45,3	49,3	46,6	52,6	56,7	45,4	60,5 41,2	65,4	75	55
	9	50,4	45,8	44,3	45,9	49,4	52,6	47,4	47,7	65,2 42,6	71	66
	P	44	37	44	39	43	47	47	48	46		
	P′	49	50	44	48	58	53	55	46	57		

Lignée		LC										
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	P	P′
PC	1	29,1 61,8	37,3	40,3	41,2	38,1	40,5	43,0	41,8	40,0	47	36
	2	61,4	31,0 59,4	37,7	41,0	38,6	39,0	40,7	40,6	40,7	46	38
	3	68,2	67,1	33,9 69,4	43,7	39,1	39,1	45,0	45,2	40,3	45	29
	4	66,7	66,4	75,0	36,4 70,5	38,3	40,9	39,5	45,1	42,8	42	40
	5	74,2	73,8	78,1	76,9	34,1 78,7	35,4	39,6	44,1	42,8	45	28
	6	76,1	73,9	75,3	74,3	79,7	35,2 78,2	41,0	44,1	41,6	51	35
	7	70,0	72,9	77,9	73,6	76,3	83,1	29,7 67,4	42,2	46,7	58	39
	8	63,4	62,8	74,5	66,3	73,8	75,3	69,2	39,8 63,5	45,2	55	43
	9	68,6	67,4	73,6	75,1	77,3	75,9	77,8	71,8	39,1 75,6	50	44
	P	68	67	75	63	74	78	76	72	71		
	P′	67	65	67	66	79	78	78	65	77		

Lignée		NC										
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	P	P′
PRO	1	8,8 18,3	9,5	6,0	6,1	6,0	6,4	6,5	9,5	6,1		
	2	31,8	4,3 25,7	5,2	4,3	5,0	7,1	4,6	6,6	6,5		
	3	19,5	26,7	4,3 18,6	4,4	3,9	3,9	3,8	7,2	2,9		
	4	19,2	28,0	19,3	2,0 8,9	4,1	3,6	3,2	4,3	2,3		
	5	16,2	25,0	17,8	14,8	3,5 17,9	4,0	4,1	5,4	3,5		
	6	21,9	29,0	21,5	19,8	21,2	3,8 17,0	4,2	5,7	2,7		
	7	17,7	15,4	15,0	13,5	16,7	14,8	2,4 11,3	4,3	3,4		
	8	20,1	23,4	23,4	14,5	16,6	21,2	15,4	3,8 14,5	3,4		
	9	18,8	25,0	16,6	10,9	15,7	16,8	18,6	14,6	1,8 12,4		
	P											
	P′											

Lignée		CY										
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	P	P′
NE	1	49,6 8,8	42,2	49,0	46,4	48,0	48,0	47,3	45,1	45,9	47	45
	2	10,1	47,1 10,2	43,8	45,7	45,7	46,4	44,9	45,6	42,3	45	60
	3	7,8	11,0	49,6 9,8	46,0	46,9	47,8	46,0	43,8	46,7	49	57
	4	7,3	9,9	8,1	51,5 7,5	45,9	49,7	47,5	48,4	47,4	48	44
	5	7,4	10,7	10,4	9,1	51,9 10,2	49,7	47,7	49,1	46,4	48	52
	6	8,5	10,7	9,6	10,2	10,9	50,2 9,1	49,3	46,5	48,9	47	50
	7	6,5	8,0	8,8	6,8	9,5	8,0	55,7 6,9	49,7	53,2	45	48
	8	7,1	8,8	8,0	7,7	8,8	8,6	6,9	50,5 7,5	48,0	48	61
	9	8,0	11,2	9,4	7,7	9,8	10,4	7,3	7,4	58,0 9,6	53	49
	P	7,5	7,8	7,6	6,9	7,7	7,0	5,6	6,2	7,1		
	P′	9,7	13,4	9,9	7,6	12,1	9,6	8,9	9,6	8,7		

Lignée		PG										
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	P	P′
P500	1	40,8 3,2	151,2	130,9	120,2	90,7	156,2	148,4	177,8	99,7		
	2	4,0	28,6 2,6	87,6	64,8	95,3	135,3	99,3	93,4	109,2		
	3	4,4	3,5	45,5 3,5	83,3	80,1	73,3	108,5	139,5	47,6		
	4	4,1	3,1	3,5	21,7 3,0	70,8	81,8	54,7	66,2	46,1		
	5	4,0	3,3	3,7	3,7	39,1 3,3	71,5	98,0	95,3	84,9		
	6	4,2	3,6	4,0	4,0	3,3	27,2 3,3	108,8	120,3	55,7		
	7	4,5	3,9	4,4	3,8	3,8	4,2	14,1 2,9	72,2	78,2		
	8	3,9	3,4	4,2	3,3	3,9	4,1	4,2	26,7 2,9	56,8		
	9	4,1	3,4	3,5	3,5	3,6	3,4	3,9	3,6	12,7 2,9		
	P	3,9	3,7	4,4	3,7	3,9	4,5	4,3	4,3	2,9		
	P′	3,4	2,8	2,9	3,8	2,5	3,3	3,2	2,7	3,3		

Ann. Amélior. Plantes, 1978, **28** (2), 195-221.

Essai de détermination en biologie de la plante entière, de relations essentielles entre le bioclimat naturel, la physiologie de la Vigne et la composition du raisin

Méthodologie et premiers résultats sur les systèmes de conduite

A. CARBONNEAU, P. CASTERAN et Ph. LECLAIR

avec la participation de C. BOUSSION, R. COCHIN, Odile GAZEAU et Nicole LEGLISE

Station de Recherches de Viticulture,
Centre de Recherches de Bordeaux, I.N.R.A.
33140 Pont-de-la-Maye (France)

Résumé

L'analyse globale de systèmes de conduite chez la Vigne, sur le plan technique (densité de plantation, taille, charge, palissage, rognage, irrigation), puis sous l'aspect bioclimatique (lumière, température, eau), enfin, sous l'angle physiologique (photosynthèse, croissance, fertilité, maturation, vendange suivie de vinification) a permis de mettre en évidence des premiers résultats intéressants :

— sur le plan scientifique, pour une meilleure compréhension de la plante entière, en faisant ressortir la nécessité d'observations simultanées sur de nombreux paramètres;

— sur le plan pratique, en proposant pour de nouveaux essais à venir le système de conduite « U » très prometteur au niveau de la qualité des raisins et du vin.

Introduction

Cet article a pour but de présenter, dans l'esprit de la Biologie de la plante entière (CARBONNEAU, 1977b), simultanément des résultats bioclimatologiques et physiologiques. La raison de cette étude synthétique repose sur la recherche de relations essentielles existant entre ces deux groupes d'observations de nature différente.

Le moyen mis en œuvre pour contribuer à la réalisation d'une telle analyse chez la Vigne, réside dans un essai de systèmes de conduite en conditions naturelles.

En outre, les premières conclusions enregistrées dans le Bordelais depuis 1974 permettent de mieux comprendre le comportement de la plante, et d'envisager

pour un proche avenir la proposition de nouveaux systèmes de conduite conciliant des intérêts économiques et des avantages sur le plan de la qualité œnologique.

Enfin, le but de l'article visant une première synthèse de phénomènes très complexes, il est nécessaire, d'une part de choisir les observations jugées les plus importantes, et d'autre part de se limiter dans un premier temps à une analyse simple des données. Des interprétations et des développements sectoriels sur les problèmes évoqués ici seront fournis ultérieurement, en particulier dans l'optique d'une analyse biométrique pluriannuelle.

Une définition du système de conduite mérite d'être apportée d'emblée. Le système de conduite englobe un ensemble de techniques viticoles : densité de plantation, orientation du rang, longueur du tronc, type de taille des sarments, niveau de charge en bourgeons, palissage ou architecture du feuillage, intensité du dégagement de la zone des grappes, équilibre entre partie végétative et partie productrice (tailles en cours de croissance dont le « rognage »; éclaircissage de grappes).

Méthodes et matériel

Modèle d'étude

La recherche de relations essentielles entre le bioclimat naturel, la physiologie de la plante entière et la composition du fruit, nécessite la création et la mesure précise d'une large gamme de bioclimats suivie de l'analyse globale des principaux paramètres physiologiques pour chaque niveau bioclimatique étudié.

Le système de conduite, à cause des modifications microclimatiques et physiologiques qu'il est susceptible d'apporter à la plante et en liaison, avec les variations du climat annuel, apparaît comme un bon moyen de contribuer à une telle étude (Bouard *et al.*, 1971).

Il est de ce fait intéressant, tout d'abord de réunir dans un même essai un échantillon assez complet de systèmes de conduite réalisables pratiquement chez la Vigne, ensuite de combiner de toutes les façons possibles l'ensemble des éléments partiels qui constituent le système de conduite.

Le modèle statistique qui répond le mieux à ces exigences est le modèle factoriel. Ce dernier permet d'observer, dans le cas d'apparition de différences significatives, soit une large généralisation des effets de certains traitements, soit dans le cas contraire, des interactions intéressantes entre ces derniers.

Afin d'augmenter la validité des diverses comparaisons entre traitements, les systèmes de conduite sont étudiés à charge égale par unité de surface.

Dispositif expérimental

Le dispositif factoriel comporte :

10 associations « densité-palissage-tronc » × 2 types de taille × 2 niveaux de charge en bourgeons × 2 sols (irrigué ou non), soit 80 parcelles élémentaires de 7 répétitions d'un cep, soit au total 560 ceps récoltés individuellement. Il y a donc 79 comparaisons possibles (simples ou avec des regroupements) et 480 degrés de liberté pour l'erreur.

Les parcelles élémentaires ont été, dans la mesure du possible, soumises à un

découpage maximal et au tirage au sort, afin de répartir l'hétérogénéité naturelle du sol et des ceps de façon aussi équitable que possible entre les divers traitements. En outre, un essai « à blanc » sur le poids des bois de taille n'a indiqué aucun biais au départ. Il a également montré que la plus grande partie de la variation était incluse dans les parcelles élémentaires, et non dans les divers regroupements de ces parcelles (futurs traitements et blocs géographiques, ces derniers devenant de ce fait inutiles).

La mise en place de cet essai a été réalisée au cours de l'hiver 1973-1974 au Domaine I.N.R.A. du Grand Parc à Latresne (Gironde), dans la zone d'appellation « Premières Côtes de Bordeaux ». La situation climatique de ce vignoble est dans une bonne moyenne régionale, et de façon plus générale, se situe entre les zones viticoles septentrionales et les vignobles méditerranéens.

Le sol, sans aucune pente, est caractéristique de beaucoup de terrains réservés à la Vigne : il est constitué d'une grave sablo-limoneuse limitée à environ 1,2 m de profondeur par un horizon dur que certaines racines arrivent à traverser toutefois. Sur une moitié du terrain (280 ceps), un système d'irrigation en pluie fine couvrant tout le sol sans mouiller les feuilles (type « Nobel ») a été mis en place. L'apport d'eau a été en moyenne de 70 mm à partir de la fin de juin jusqu'à la fin de juillet. Le but est de créer de façon efficace des conditions de vigueur supérieures et d'éviter dans cette partie tout effet de sécheresse afin de faciliter l'interprétation des résultats.

Le matériel végétal (classe « Elite ») est constitué de « Cabernet-Sauvignon » greffé sur SO4, âgé de 9 ans au moment de l'introduction des systèmes de conduite, donc en pleine production. Il est à noter que les ceps ont été plantés dès l'origine aux écartements étudiés par la suite, et en orientation Est-Ouest, le but étant alors de comparer « vignes étroites traditionnelles » et « vignes larges planes » (tabl. 1). Ces vignes sont cultivées avec soin, de façon courante et uniforme pour tous les traitements.

Description des traitements

a) *Les 10 associations « densité-palissage-tronc »* (56 ceps pour chacune)

Le facteur densité comporte deux niveaux :

— densité forte en vignes « étroites »;
— densité faible en vignes « larges ».

Le palissage comporte plusieurs variantes : 4 en densité forte et 6 en densité faible; la longueur du tronc s'adapte à chacune d'elles. Ces techniques permettent de donner aux vignes des formes bien définies qui font varier :

— l'entassement du feuillage;
— l'inclinaison du feuillage;
— la hauteur du feuillage;
— le port ascendant ou retombant des sarments;
— l'entassement de la zone des grappes (le dégagement étant obtenu par arcure des bois de taille vers le Sud et par écartement des sarments).

Le tableau 1 ainsi que les planches 1 et 2 illustrent les caractéristiques de chaque système de conduite.

TABLEAU I

Caractéristiques techniques des systèmes de conduite

	R_o	R_e	B_o	B_e	H_o	H_e	S	D	V	U
Nombre de ceps/ha.	5 050	5 050	5 050	5 050	2 525	2 525	2 525	2 525	2 525	2 525
Écartement des rangs (m). . . .	1,8	1,8	1,8	1,8	3,6	3,6	3,6	3,6	3,6	3,6
Espacement le long du rang (m)	1,1	1,1	1,1	1,1	1,1	1,1	1,1	1,1	1,1	1,1
Longueur du tronc (m).	0,5	0,5	0,5	0,5	1,1	1,1	1,8	1,8	1,1	1,1
Nombre de plans de palissage et écartement maximum des plans doubles (m)	1	1	1	1	1	1	2 1,2	2 1,2	2 1,2	2 1,2
Inclinaison du plan de palissage	vertical	vertical	vertical	vertical	vertical	vertical	incliné de 65° /horizontale	incliné de 65° /horizontale	incliné de 65° /horizontale	vertical
Nombre moyen de bourgeons/m de palissage plan.	9	9	9	9	18	18	9	9	9	9
Entassement global du feuillage	moyen	moyen	moyen	moyen	élevé	élevé	moyen	faible	moyen	très faible
Hauteur du feuillage palissé (m)	0,8	0,8	1,2	1,2	1,2	1,2	1,8/sol non palissé	1,5/sol non palissé	1,2	1,2

Présence de rognage	rognage	rognage	non rognage	non rognage	non rognage	non rognage	non rognage	non rognage	non rognage	non rognage
Port des sarments	ascendant	ascendant	ascendant	ascendant	ascendant	ascendant	retombant	retombant	ascendant	ascendant
Entassement de la zone des grappes	moyen	faible (avec dégagement)	moyen	faible (avec dégagement)	fort	faible (avec dégagement)	fort	faible	fort	faible
Frais estimés d'établissement /ha	élevés	élevés	élevés	élevés	faibles	faibles	faibles	moyens	moyens	moyens
Emploi de matériel de culture « standard »	impossible	impossible	impossible	impossible	possible	possible	possible	possible	possible	possible
Rapidité estimée de taille /ha. .	moyenne	moyenne	faible	faible	bonne	bonne	très bonne	très bonne	moyenne	bonne
Rapidité estimée de vendange /ha	moyenne	moyenne	moyenne	moyenne	bonne	bonne	moyenne	moyenne	moyenne	bonne
Systèmes de conduite voisins (*)	vigne étroite tradi-tionnelle	/	/	/	vigne large classique	/	Sylvoz, Hudson River Umbrella	Geneva Double Curtain de SHAULIS, nouveaux systèmes californiens	« V » des Charentes et du Chasselas	système d'HUGLIN, Cassone Padovano, ancienne forme de l'Entre-deux-mers

(*) BOUBALS D., 1962; CORDEAUX J., DUMARTIN P., 1973; HUGLIN P., 1977; KASIMATIS A. N., LIDER L. A., KLIEWER W. M., 1975; LAFON J., COUILLAUD P., GAY-BELLILE F., 1963; RIVES M., CASTERAN P., LECLAIR Ph., 1973; SHAULIS *et al.*, 1966.

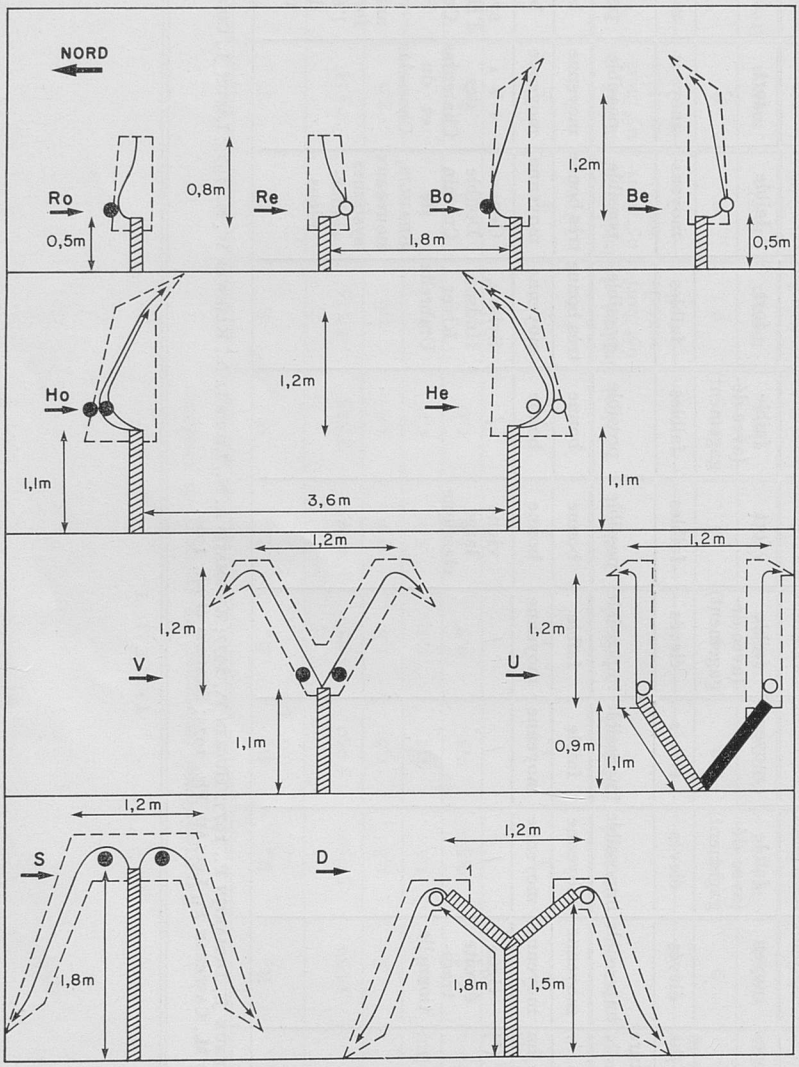


PLANCHE I

Schéma de la coupe transversale des systèmes de conduite.

— Partie hachurée : troncs.
— Trait plein : sarments.
— Trait pointillé : volume de feuillage.
— Rond noir : grappes à l'ombre.
— Rond blanc : grappes exposées.

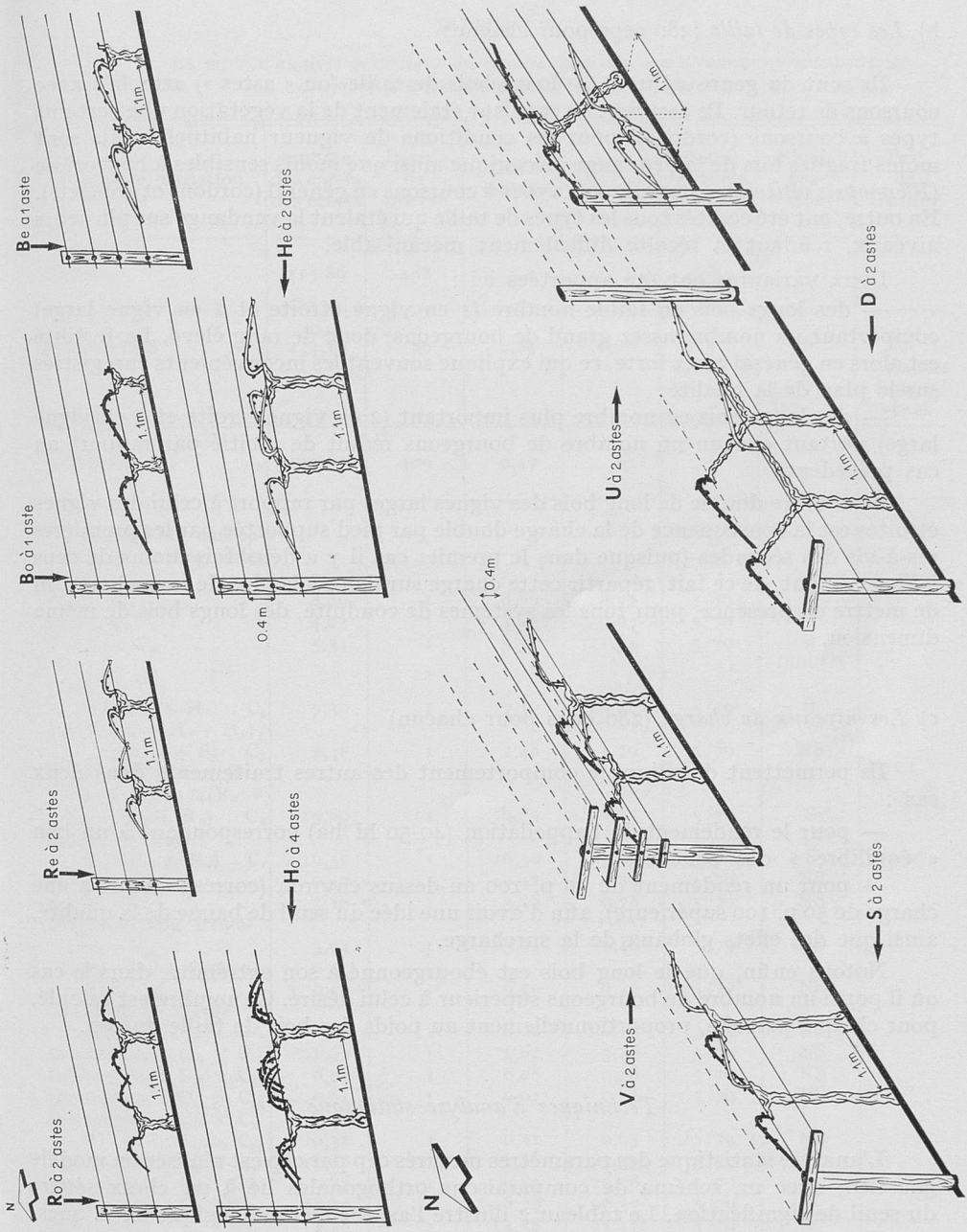


PLANCHE 2

Croquis des types de taille et du matériel de palissage des systèmes de conduite.

— En strié : troncs et piquets en bois.
— Astes en noir : au Nord du plan de palissage.
— Astes en blanc : au Sud du plan de palissage.

b) *Les types de taille* (280 ceps pour chacun)

Ils sont du genre « Guyot » : longs bois de taille (ou « astes ») attachés avec coursons de retour. Ils assurent un meilleur étalement de la végétation que certains types à coursons (cordons), pour les conditions de vigueur habituelles. Ils sont moins fragiles lors de la vendange mécanique ainsi que moins sensibles à l'excoriose (*Phomopsis viticola*), comparés aux types à coursons en général (cordons et gobelets). En outre, ont été écartés tous les types de taille qui étalent la vendange sur plusieurs niveaux, rendant la récolte difficilement mécanisable.

Deux variantes ont été apportées ici :

— des longs bois en faible nombre (1 en vigne étroite et 2 en vigne large) comportant un nombre assez grand de bourgeons, donc de rang élevé. La fertilité est alors en général assez forte, ce qui explique souvent les inconvénients enregistrés sur le plan de la qualité;

— des longs bois en nombre plus important (2 en vigne étroite et 4 en vigne large) portant chacun un nombre de bourgeons réduit de moitié par rapport au cas précédent.

Le nombre double de long bois des vignes larges par rapport à celui des vignes étroites est la conséquence de la charge double par pied supportée par les premières vis-à-vis des secondes (puisque dans le premier cas il y a deux fois moins de ceps à l'ha) : il faut, de ce fait, répartir cette charge sur deux fois plus de longs bois afin de mettre en présence, pour tous les systèmes de conduite, des longs bois de même dimension.

c) *Les niveaux de charge* (280 ceps pour chacun)

Ils permettent de suivre le comportement des autres traitements dans deux cas :

— pour le rendement de l'appellation (40-50 hl/ha) correspondant à un bon « équilibre » des souches;

— pour un rendement de 30 p. 100 au-dessus environ (correspondant à une charge de 50 p. 100 supérieure), afin d'avoir une idée du seuil de baisse de la qualité, ainsi que des effets globaux de la surcharge.

Notons enfin, que le long bois est ébourgeonné à son extrémité, dans le cas où il porte un nombre de bourgeons supérieur à celui désiré. Ce nombre est calculé, pour chaque parcelle, proportionnellement au poids des bois de taille du cep.

Techniques d'analyse statistique

L'analyse statistique des paramètres mesurés cep par cep est réalisée en modèle gaussien, avec un schéma de comparaisons orthogonales lié à un choix sévère du seuil de signification. Le tableau 2 illustre l'aspect méthodologique de la question. Dans cet article qui vise une première présentation la plus simple possible des données, le détail de l'ensemble des analyses statistiques ne figurera pas.

Pour l'étude des paramètres notés sur des échantillons comportant peu de répétitions, des tests non paramétriques sont employés (KRUSKAL-WALLIS, coefficient de corrélation de SPEARMAN). L'analyse des dégustations de vins est effectuée avec le test de FRIEDMAN.

TABLEAU 2

Exemple d'analyse statistique en modèle gaussien sur l'indice réfractométrique du moût à la vendange de 1976 de chaque cep

Source de variation	Somme des carrés des écarts	Degrés de liberté	Carré moyen	F calculé	Seuil de risque (p. 100)	Signification	Test de Hartley
Total	415,86	488					
Traitements	224,19	79	2,84	6,06	5	S	NS : variances homogènes
Résiduelle	191,67	409	0,47				
Un schéma de comparaisons orthogonales (79) :							
U/V : C_1	8,80	1	8,80	18,77	5/79	S	
D/S : C_2	4,23	1	4,23	9,03	5/79	NS	
H_e/H_o : C_3	5,31	1	5,31	11,34	5/79	S (limite)	
1/2(U + V)/ 1/2(H_e + H_o) : C_4	7,30	1	7,30	15,58	5/79	S	
1/4(U + V + H_e + H_o)/ 1/2(D + S) : C_5	2,48	1	2,48	5,29	5/79	NS	
1/6(U + V + D + S + H_e + H_o)/1/4(B_e + B_o + R_e + R_o) : C_6	19,80	1	19,80	42,25	5/79	S	
1/2(B_e + B_o)/ 1/2(R_e + R_o) : C_7	16,50	1	16,50	35,20	5/79	S	
B_e/B_o : C_8.	0,42	1	0,42	0,89	5/79	NS	
R_e/R_o : C_9	3,18	1	3,18	6,78	5/79	NS	
Irrigation/non irrigation : C_{10}	3,04	1	3,04	6,48	5/79	NS	
« astes » longs/« astes » courts : C_{11}	0,10	1	0,10	0,22	5/79	NS	
Charge forte/charge normale : C_{12} . . .	0,06	1	0,06	0,13	5/79	NS	
Interaction : $C_{10} \times C_{11}$	1,62	1	1,62	3,46	5/79	NS	
Interaction : $C_{10} \times C_{12}$	0,08	1	0,08	0,18	5/79	NS	
Interaction : $C_{11} \times C_{12}$	0,01	1	0,01	0,02	5/79	NS	
Interaction : $C_{10} \times C_{11} \times C_{12}$	0,31	1	0,31	0,65	5/79	NS	
Interaction : $C_2 \times C_{10}$	11,88	1	11,88	25,35	5/79	S	
Interaction : $C_4 \times C_{11}$	9,83	1	9,83	20,98	5/79	S	
Interaction : $C_5 \times C_{10}$	28,29	1	28,29	60,37	5/79	S	
Interaction : $C_7 \times C_{10}$	14,58	1	14,58	31,10	5/79	S	
Interaction : $C_8 \times C_{10}$	13,34	1	13,34	28,46	5/79	S	
Etc.	...	...	...	...	... $\Sigma = 5$	tout le reste NS	

(suite p. 206)

TABLEAU 2 *(suite)*

Traitements principaux

	U	V	D	S	H_e	H_o	B_e	B_o	R_e	R_o	Irrigation	Non irrigation	« astes » longs	« astes » courts	Charge forte	Charge normale
Moyenne . . .	19,1	19,6	19,2	18,7	19,1	18,7	18,9	19,0	18,2	18,7	19,0	18,8	18,9	19,0	18,9	18,9

Interactions significatives

$C_2 \times C_{10}$	Irrigation	Non irrigation
D . . .	19,3	19,0
S	19,6	17,8

C_2 : NS
C_{10} : NS

$C_4 \times C_{11}$	« astes » longs	« astes » courts
U + V/2	19,0	19,6
$H_e+H_o/2$	19,0	18,8

C_4 : S (?)
C_{11} : NS

$C_5 \times C_{10}$	Irrigation	Non irrigation
1/4(U+V $+H_e+H_o$)	19,0	19,3
D+S/2 .	19,5	18,4

C_5 : NS
C_{10} : NS

$C_7 \times C_{10}$	Irrigation	Non irrigation
$B_e+B_o/2$	19,3	18,6
$R_e+R_o/2$	18,2	18,6

C_7 : S (?)
C_{10} : NS

$C_8 \times C_{10}$	Irrigation	Non irrigation
B_e . . .	18,9	18,9
B_o . . .	19,7	18,3

C_8 : NS
C_{10} : NS

Techniques de mesures microclimatiques

Trois paramètres climatiques fondamentaux ont été pris en compte pour caractériser chacune des 10 associations « densité-palissage-tronc ». Les mesures de ces paramètres correspondent à des moyennes sur l'ensemble des deux dernières saisons, et des indications concernant les valeurs extrêmes sont également fournies.

a) *La Lumière*

Le pourcentage de l'énergie solaire incidente capté par chacun des 10 systèmes de conduite est mesuré, au niveau de l'ensemble du feuillage et au niveau plus particulier de la zone des grappes. Deux techniques ont été utilisées à cet effet :

l'établissement de profils de lumière par lectures ponctuelles (50 par système de conduite et pour chacune des 6 séries de mesure) de l'éclairement des radiations actives sur la photosynthèse au moyen d'une cellule photo-électrique sensible aux radiations comprises entre 400 et 700 n.m. (Ph.A.R.); et la technique de la photographie à l'aide d'un objectif 180° de type « Fish eye » permettant de mesurer (ici par découpage et pesée) le pourcentage de ciel vu dans tous les azimuths au niveau du point de prise de vue. Ce chiffre reflète donc l'éclairement global au point de prise de vue. A l'échelon global du feuillage, les photographies sont prises parallèlement et juste au-dessous du plan des feuilles échantillonnées (20 par système de conduite et pour chaque stade végétatif étudié : milieu et fin de croissance), après avoir écarté ces dernières (SMART, 1976). Pour la zone des grappes, les 20 clichés sont pris dans le plan horizontal moyen occupé par ces dernières, dans l'axe Nord-Sud, vers le haut (CHARTIER *et al.*, 1973).

Il ne semble pas possible, à partir des photographies prises par cette dernière méthode, d'estimer l'éclairement à différents niveaux du feuillage, car le palissage des souches impose notamment des orientations privilégiées aux feuilles. En outre, la technique du pourcentage de ciel mesuré au « fish-eye » paraît surestimer l'ombre provoquée par les rangs voisins dans le cas des plans de feuillage rapprochés et la sous-estimer dans le cas des plans de feuillage éloignés. Il faut donc utiliser ce procédé, assez commode du reste, avec prudence chez la Vigne. Le coefficient de corrélation entre la mesure du pourcentage de ciel vu par le « fish-eye » et le pourcentage de radiation globale lu grâce à la cellule « Ph.A.R. » est de + 0,74, et traduit les difficultés précédemment évoquées.

b) *La température*

La technique choisie est celle des couples thermoélectriques permettant de suivre en continu, pour 6 semaines caractéristiques de la saison, la température des feuilles (électrode de 2 mm piquée dans le bas de la nervure principale) et des baies (électrode de 1 cm piquée au travers du grain de raisin dans le plan diamétral). La température de chaque organe est mesurée en notant l'écart de cette dernière par rapport à celle de l'air sous abri dans la végétation, puis en mesurant l'écart de cette température ambiante par rapport à la glace, à plusieurs niveaux de végétation.

Pour chaque système de conduite et pour chaque organe considéré, 28 couples thermoélectriques sont placés en série et couvrent le volume occupé par 14 souches. La moyenne de température ainsi obtenue est valable du fait de la concordance des résultats pour des journées à climat comparable, après avoir effectué plusieurs séries d'échantillonnages. La sensibilité et la précision de la méthode ont fait état de variations très fines de l'ordre du dixième de degré C.

c) *L'eau*

Deux techniques sont employées. La première (SEGUIN, 1971) consiste à suivre l'évolution des profils hydriques jusqu'à 2 m de profondeur (2 par système de conduite) sur l'ensemble de la saison (à 6 époques : du débourrement à la vendange), et d'évaluer ainsi l'évapotranspiration réelle (ETR en mm) en tenant compte des précipitations. Les mesures de l'humidité volumique du sol à chaque niveau se font grâce à un humidimètre à neutrons dont on glisse la sonde dans un tube en

acier inoxydable, installé à demeure entre deux souches situées dans la moyenne de vigueur du système de conduite. L'allure des profils est quelque peu différente d'un tube à l'autre en raison de la variation de répartition de texture du sol. Mais les différences de profils pour un point de mesure donné sont assez concordantes.

La deuxième méthode est la mesure de la transpiration des feuilles dans la chambre étanche d'un poromètre à diffusion muni d'une électrode au chlorure de lithium. Le calibrage de l'appareil est effectué avant chacune des 6 séries de mesure qui couvrent l'ensemble de la saison. Il permet d'estimer avec environ 5 p. 100 de fluctuation dus à l'instrument, la résistance stomatique (s /cm) d'un échantillon de feuilles (8 par série et par système de conduite). La confrontation de cette mesure qui reflète le degré de fermeture des stomates, avec celle de la surface foliaire (cf. chapitre suivant) permet de classer les systèmes de conduite en fonction de leur pouvoir évaporant total; ceci coïncide bien avec l'ETR estimée au moyen de la sonde à neutrons.

Techniques de mesure physiologiques

a) *La densité stomatique*

Elle est évaluée par comptage au microscope du nombre d'empreintes stomatiques relevées sur une rondelle de rhodoïd ramollie à l'acétate (400 notations par système).

b) *La photosynthèse brute*

Elle est mesurée par comptage en scintillation liquide, avec calcul systématique du rendement de comptage, de la radioactivité de disques de feuilles résultant de l'absorption de $^{14}CO_2$. La chambre d'assimilation est celle du poromètre à diffusion. Le remplissage de la chambre s'effectue grâce à une seringue à gaz connectée à un sac à gaz, dans lequel le mélange radioactif est préparé directement. L'atmosphère fournie au disque foliaire n'est pas renouvelée. Mais le mélange gazeux initial est enrichi en CO_2 de façon que l'assimilation s'effectue en moyenne sous 320 vpm de CO_2. Le temps d'assimilation est de 30 s. Il a été vérifié sur la Vigne, par une étude de cinétique, que ce temps correspond à un régime stable d'assimilation du CO_2 et antérieur à la réémission de CO_2 par les phénomènes photorespiratoires et respiratoires.

Sur l'ensemble de la saison, 6 séries de 8 disques foliaires échantillonnés par système de conduite ont été ainsi analysées. L'erreur relative sur la moyenne au seuil de risque de 5 p. 100, de la technique et de la prise d'échantillons, pour 21 feuilles saines, à climat égal, et adultes, s'est avérée être de l'ordre de $\pm$ 12 p. 100. Ceci correspond à des intensités photosynthétiques de l'ordre de 8 à 10 mg CO_2 dm^{-2} h^{-1}, et constitue un niveau de précision couramment rencontré dans ces conditions.

Des dosages de chlorophylle ont également été réalisés.

c) *La croissance de l'appareil végétatif*

Les techniques employées sont décrites en détail dans les publications suivantes : CARBONNEAU, 1976a et b. 20 sarments représentatifs de chaque système de conduite sont suivis sur l'ensemble de la saison. Il convient de noter, au niveau

des relations entre les divers paramètres de croissance, tout d'abord la très bonne corrélation ($r = + 0,95$) entre la longueur du sarment et sa surface foliaire; ensuite la corrélation légèrement moins bonne ($r = + 0,91$) entre la longueur du sarment ou sa surface foliaire et le nombre de ses feuilles étalées. Ceci pourrait être dû au fait que les variations de croissance affecteraient davantage l'allongement du mérithalle et du limbe que l'induction de feuilles dans le méristème.

Le poids moyen du sarment est noté sur l'échantillon précédent. Le poids moyen des bois /m² est mesuré sur chaque cep de l'essai. Il est le reflet de la vigueur (rapidité et durée de la croissance du sarment), et aussi des réserves accumulées au cours de sa maturation (aoûtement). C'est sans doute la juxtaposition des deux phénomènes qui explique la moins bonne corrélation entre la vigueur du sarment et son poids ($r = + 0,85$), qu'entre les composantes de la vigueur elles-mêmes.

d) *Le débourrement et la fertilité*

L'analyse du comportement des bourgeons est effectuée du débourrement et de l'apparition des inflorescences (« sortie ») jusqu'à la vendange. Elle porte sur :

— le pourcentage de bourgeons débourrés;

— le nombre de sarments par œil débourré lors de la « sortie »;

— la quantité estimée de fleurs par œil débourré lors de la « sortie ». Cette mesure reflète l'intensité de l'initiation florale, c'est-à-dire la fertilité potentielle. La technique utilisée consiste à la fin de mai : à classer les inflorescences en 4 groupes (longues ramifiées, longues non ramifiées, moyennement longues, courtes); ensuite à noter sur un prélèvement annexe de 12 inflorescences le nombre moyen de fleurs pour chacune des 4 classes; puis à compter pour chaque œil de chaque cep le nombre d'inflorescences de chaque classe; enfin à convertir ce nombre en quantité de fleurs;

— un indice de nouaison : une approche simple, mais concordant bien d'une année à l'autre, de l'intensité de la fécondation a été possible en notant au début de juillet, sur 16 grappes par système de conduite : la longueur et la largeur de chacune; puis en divisant le nombre moyen de baies de chaque grappe par la surface de sa projection (cm²), estimée par la moitié du produit de sa longueur et de sa largeur;

— le poids de la baie : il est mesuré sur les prélèvements de grappes effectués pour l'étude de la maturation;

— la production à l'ha : elle est notée sur chaque cep lors de la vendange. Le premier paramètre est le nombre de grappes /m² qui reflète très bien le nombre d'inflorescences /m² au cours de la « sortie ». La seconde observation est le poids de vendange /m² ou la quantité estimée d'hl /ha. Elle est la résultante du nombre d'inflorescences et de fleurs, du taux de nouaison et du poids de la baie.

e) *La maturation*

Cette étude présente le plus grand intérêt pour ce travail. Elle nécessite bien sûr des observations multiples au cours de la période même de maturation, mais aussi au cours de la croissance et de l'initiation florale. Elle porte d'abord sur des prélèvements de grappes entières (16 par système de conduite et par série), effectués à 5 reprises depuis la fin du stade « raisin vert » jusqu'à la vendange. A cette date,

l'indice réfractométrique et l'acidité totale sont notés sur le moût provenant de chaque cep.

La comparaison agronomique des systèmes de conduite s'effectue à l'optimum de l'évolution du composé considéré afin de refléter les potentialités des systèmes en l'absence de tout effet de pourriture. Pour les sucres et les acides, cette date coïncide avec la date de récolte; pour les tanins, elle se situe environ 3 jours avant; pour les anthocyanes, approximativement 8 jours avant.

Les paramètres de maturation analysés sont :

— le pourcentage de véraison ou de baies colorées au 21 août;

— les sucres. Ils sont dosés par la méthode Bertrand et par réfractométrie sur les prélèvements, et confirmés par l'analyse du moût de vendange de chaque cep au réfractomètre;

— les acides.

• L'acidité totale du moût. Elle est exprimée en g d'H_2SO_4 par 1 de moût. Elle porte sur les prélèvements et les moûts de vendange de chaque cep.

• L'acide malique du moût. Il est dosé, sur les prélèvements, par voie enzymatique.

• L'acide tartrique du moût. Il est dosé, sur les prélèvements, par la méthode des racémates.

— les polyphénols des pellicules.

Les polyphénols sont extraits sur les pellicules de 200 baies par prélèvement et par système de conduite, grâce à une solution aqueuse à 10 p. 100 de Méthanol et 1 p. 100 d'HCl.

Les polyphénols totaux sont dosés par la méthode de Folin; les anthocyanes par spectrocolorimétrie; les tanins par spectrocolorimétrie après hydrolyse à chaud en milieu acide.

— Le pourcentage de baies atteintes de *Botrytis cinerea P.* Ce pourcentage de pourriture est noté sur les prélèvements.

— Le vin. Les vins provenant de microvinifications d'un échantillon de 5 kg de vendange de chacun des 10 systèmes de conduite sont analysés, puis dégustés en mars par plusieurs chercheurs et membres de la profession viti-vinicole. Le jugement est global sur l'ensemble des caractéristiques du vin dont l'identité est inconnue lors de la dégustation. En outre, le comportement au vieillissement est suivi. Au total, chaque système de conduite comporte une cinquantaine d'appréciations générales.

Résultats et discussions

Influence du système de conduite sur le microclimat

Les résultats figurent dans le tableau 3. Ils concernent des données moyennes pour 1975 et 1976 et pour des climats journaliers divers. Les chiffres paraissent assez proches. Toutefois, il faut signaler pour fixer les idées que de telles différences moyennes (lumière et température) correspondent à des écarts de climats régionaux semblables à ceux existant entre Bordeaux et Montpellier par exemple.

Les données extrêmes sont plus évocatrices et tout aussi importantes. Citons, à titre de complément au tableau 3, que le système « U» arrive à capter plus de

TABLEAU 3

Données concernant le microclimat (1975 et 1976)

	Systèmes de conduite (cf. tabl. 1 et planches 1 et 2)									
	U	V	D	S	H_e	H_o	B_e	B_o	R_e	R_o
p. 100 moyen de ciel pour les feuilles (« fish-eye »)	34,4a	23,6b	33,3a	23,3b	25,8b	20,1c	21,3c	21,0c	24,5b	25,0b
p. 100 moyen de radiation globale pour les feuilles (Ph.A.R.). . .	34,5a	21,8e	31,6b	19,0e	19,1e	15,7f	24,9d	23,4d	31,7b	27,8c
p. 100 moyen de ciel pour les grappes (« fish-eye »).	21,8b	7,6e	25,2a	8,0e	16,8c	6,3e	23,8a	12,6d	25,4a	18,2c
Δt^{oc} moyen/air des feuilles pendant le jour	+ 0,39a	— 0,32c	— 0,13b	— 0,24c	— 0,62d	— 1,22g	— 1,02f	— 1,38g	— 0,86e	— 1,00f
Δt^{oc} moyen/air des baies pendant le jour	+ 0,62c	+ 0,27d	+ 0,88b	+ 0,23d	+ 0,58c	+ 0,06e	+ 1,50a	+ 0,76b	+ 1,56a	+ 0,82b
ETR (mm) saisonnière (sonde à neutrons)	314	355a	305b	350a	351a	297b	295b	323	300	306b
Résistance stomatique (s/cm) moyenne (poromètre à diffusion).	2,00c	2,59b	2,34	2,72b	2,68b	3,69a	1,94c	2,32	1,77c	1,90c

Les lettres attenantes aux chiffres représentent un regroupement ordonné des systèmes de conduite issu des comparaisons multiples du test de KRUSKAL-WALLIS effectué au seuil de 5 p. 100.

20 points d'éclairement supplémentaire au niveau des feuilles et des raisins par rapport au système « Ho ». Au milieu d'une journée d'été ensoleillée, le « U » a une température moyenne des feuilles supérieure de 3 ou 4 °C à celle du « Ho ». Dans les mêmes conditions, le « Re » accuse parfois un avantage au niveau des baies de 8 °C par rapport au « Ho ». Enfin, le rognage en exacerbant la transpiration des feuilles restantes, peut entraîner un abaissement dans les jours suivants de la température moyenne des feuilles de 4 °C. Des notations ponctuelles pour une feuille ou une baie bien exposées, par exemple, sont de nature à accroître encore ces données extrêmes.

L'analyse des moyennes du tableau 3 fait apparaître les constatations logiques suivantes :

1) *L'éclairement et la chaleur au niveau des feuilles et des raisins* augmente avec le degré d'ouverture de la végétation, le maximum étant atteint par le « U » à plans de feuillage verticaux très écartés, le minimum correspond au « Ho » le plus entassé. Le dégagement particulier de la zone des grappes a bien évidemment un effet positif sur la lumière et la température des raisins, mais aussi au niveau des feuilles.

2) *La température au niveau des raisins* est également fonction de la proximité du sol; les vignes basses sont ici les premières. Il faut noter que le rayonnement du sol se poursuit après le coucher du soleil, et que son effet sur la température des raisins est le plus net aux premières heures de la nuit.

3) *La résistance stomatique de l'unité de surface foliaire* est en bonne corrélation avec l'éclairement et la température des feuilles (facteurs favorisant l'ouverture des stomates, au même titre que l'irrigation du reste), ainsi qu'avec l'intensité du rognage qui augmente la transpiration des feuilles restantes.

4) *L'évapotranspiration réelle* est fonction de la transpiration de l'unité de surface foliaire et de la surface foliaire totale (tabl. 4). La mesure de cette consommation hydrique par utilisation de la sonde à neutrons donne un classement des systèmes en accord avec cette hypothèse.

Influence du système de conduite sur la partie végétative

a) *La photosynthèse brute* (tabl. 4)

Le rendement photosynthétique brut moyen de l'unité de surface foliaire concorde assez bien avec la résistance stomatique (tabl. 3), les deux phénomènes réagissant dans le même sens aux mêmes paramètres (CARBONNEAU, 1976c).

La densité stomatique présente des écarts moins importants, mais toujours dans le sens d'une augmentation avec l'éclairement du feuillage.

La teneur en chlorophylle ne semble pas avoir une influence sur la photosynthèse. Par contre, il est intéressant de noter que les microclimats très chauds et très éclairés paraissent diminuer la teneur des feuilles en chlorophylle, et que le rognage au contraire a tendance à augmenter cette dernière en même temps que l'épaisseur des feuilles.

Un complément aux données du tableau 4 peut être apporté; en général, l'intensité photosynthétique, pour l'ensemble des systèmes de conduite est maxi-

TABLEAU 4

Données concernant la partie végétative (1975 et 1976)

	Systèmes de conduite (cf. tabl. 1 et planches 1 et 2)									
	U	V	D	S	H_e	H_o	B_e	B_o	R_e	R_o
Rendement photosynthétique moyen ($mgCO_2/dm^2/h$)	10,8a	9,0	8,3b	8,2b	8,0b	6,9c	9,9a	10,3a	11,0a	9,0
Nombre moyen de stomates/mm^2 de feuille	154,6a	142,8	150,4	145,9	152,5	138,5b	155,0a	138,8b	151,4	154,4a
Chlorophylle totale moyenne (γ/g de feuille fraîche)	1 068b	1 175	1 099b	1 232	1 235	1 217	1 126	1 265	1 160	1 342a
Photosynthèse moyenne du sarment ($mgCO_2/h$) en fin de croissance	335b	387a	283	314b	297	238c	355	318b	184d	153d
Longueur moyenne du sarment (cm)	200b	234a	208b	221a	230a	184b	190b	181b	99c	98c
Nombre moyen de feuilles étalées du sarment	31,8c	39,2a	33,0	33,8b	35,2b	33,3	32,1	30,3c	18,2d	17,7d
Surface foliaire moyenne du sarment (cm^2)	3 397d	4 595a	3 714c	4 079b	4 009b	3 747c	3 886	3 390d	1 871e	1 900e
Poids moyen du sarment (g)	79,5b	114,4a	81,4b	93,8	106,2a	70,7b	87,2b	71,0b	49,0c	52,3c
Poids des bois moyen/m^2 (kg)	0,22c	0,35a	0,25b	0,30a	0,32a	0,26b	0,28	0,29	0,21c	0,22c

Les lettres attenantes aux chiffres représentent un regroupement ordonné des systèmes de conduite issu des comparaisons multiples du test de KRUSKAL-WALLIS effectué au seuil de 5 p. 100.

male pendant la phase de croissance, passe par un minimum au cours de la véraison à cause des fortes chaleurs et de la sécheresse, augmente ensuite en raison du retour des pluies, tout en restant inférieure au niveau atteint pendant la phase de croissance qui bénéficie de davantage de lumière et de chaleur.

La photosynthèse globale est le produit du rendement photosynthétique de l'unité de surface foliaire, par la surface foliaire des sarments. Le « V » est celui qui produit le plus de sucres par cep, surtout en raison de sa forte vigueur et aussi de son bon rendement photosynthétique.

b) *La croissance du sarment* (tabl. 4)

L'observation générale concernant les paramètres de croissance et du poids du sarment est que les microclimats moyennement éclairés et chauds (correspondant aux « V », « S », « He ») assurent la plus forte vigueur. Les microclimats les plus éclairés et les plus chauds accusent une croissance plus lente et plus courte. L'explication tient sans doute au fait que la photosynthèse, si elle n'est jamais diminuée par les fortes intensités lumineuses, l'est par les fortes chaleurs (au-delà de 30 °C et surtout de 35 °C pour les espèces C_3 dont la Vigne fait vraisemblablement partie). De ce fait, les systèmes les plus ouverts (« U » et « D ») accusent plus que les autres les journées estivales très chaudes. Cet effet doit se cumuler sur l'ensemble de la saison végétative. A l'opposé, les systèmes les plus froids et les plus sombres (« Ho ») souffrent de leur faible photosynthèse en permanence.

Des compléments aux résultats du tableau 4 peuvent être fournis sur le plan de la vigueur liée à la longueur du tronc. De nombreux essais ont montré que la vigueur des sarments tend à diminuer avec la longueur du tronc. Ce sont ces observations qui peuvent expliquer que ce sont ici les vignes étroites et basses qui présentent, avant rognage, la vigueur la plus élevée, surtout si la comparaison est effectuée avec d'autres systèmes à microclimat voisin. (Il se peut également qu'un effet spécifique de la densité de plantation intervienne). D'un autre côté, les systèmes « retombants » à tronc très haut possèdent des sarments moins vigoureux que ceux d'autres espèces à microclimat voisin (« D » et « S » comparés à « U » et « V »). Dans ce cas, un effet spécifique du port retombant des sarments peut également intervenir. Cette influence de la longueur du tronc est très atténuée à l'irrigation, ce qui tend à prouver que c'est la migration de l'eau qui est essentiellement en cause dans le cas présent.

Influence du système de conduite sur la partie productrice

a) *Le pourcentage de bourgeons débourrés* (tabl. 5)

La seule observation qui se détache est la légère supériorité des vignes basses. La meilleure hypothèse explicative semble être la proximité des bourgeons par rapport au sol, ce qui leur permet de bénéficier d'une température plus élevée.

b) *Le nombre de sarments par œil débourré* (tabl. 5)

Il est possible de formuler des constatations et des hypothèses analogues à celles du cas précédent.

TABLEAU 5

Données concernant la partie productrice (1975 et 1976)

	Systèmes de conduite (cf. tabl. 1 et planches 1 et 2)									
	U	V	D	S	H_e	H_o	B_e	B_o	R_e	R_o
p. 100 moyen de bourgeons débourrés	92	90	93	91	89b	91	94a	96a	94a	94a
Nombre moyen de sarments/œil débourré	1,28b	1,18b	1,29	1,26b	1,17b	1,24b	1,34	1,41a	1,45a	1,40a
Nombre moyen estimé de fleurs/œil débourré	912a	746b	734b	809	648c	726b	832	861	846	854
Indice moyen de nouaison (nbre de baies/cm² de section de grappe)	2,5a	2,3	2,8a	1,9b	2,3	2,2	2,3	2,2	2,3	2,2
Nombre moyen de grappes à la vendange/m²	8,5a	7,0b	7,3b	8,0	6,6c	7,1b	8,2	8,6a	8,7a	8,3
Poids moyen de 100 baies (g)	131b	144a	130b	141a	139a	140a	138a	139a	141a	142a
Production moyenne (hl/ha)	60a	62a	57	56	43c	50b	55b	46	52b	48

Les lettres attenantes aux chiffres représentent un regroupement ordonné des systèmes de conduite issu des comparaisons multiples du test de KRUSKAL-WALLIS effectué au seuil de 5 p. 100.

c) *La quantité estimée de fleurs par œil débourré* (tabl. 5)

Les résultats montrent que la lumière et la chaleur au niveau général du feuillage expliquent bien la fertilité des bourgeons, avec un net avantage pour le « U », qui possède le meilleur microclimat dans cette optique. Des blocages de l'initiation florale sont toutefois théoriquement à craindre lors de fortes chaleurs, en juin notamment. Il n'est pas possible de dire, d'après nos mesures, si c'est l'éclairement du sarment, retenu l'hiver suivant comme bois de taille, qui est prépondérant dans l'évaluation de la fertilité de ses bourgeons.

Une remarque mérite d'être détaillée au sujet des systèmes retombants « D » et « S ». Le « D » a une fertilité voisine de celle du « S » alors que SHAULIS *et al.* (1966) et SMART (1976) observent une nette supériorité d'un système analogue au « D » sur un système comparable au « S ». Une explication serait que le « D », même s'il bénéficie d'un très bon éclairement global pour son feuillage, serait d'une part sensible aux fortes températures au niveau supérieur de la zone de taille, et d'autre part légèrement plus froid que le « S » pour le restant du couvert végétal, étant donné que l'ombrage du sol est plus important dans nos conditions pour le « D » que pour le « S ».

Enfin, l'effet de l'irrigation apparaît néfaste pour l'initiation florale ce qui semblerait lié à un entassement du feuillage et à une inhibition du développement du bourgeon primaire (BESSIS, 1977), d'après nos premières observations.

d) *Un indice de nouaison* (tabl. 5)

Les résultats les plus intéressants sont à mettre à l'actif du « D » qui se classe avec la meilleure nouaison et du « S » qui se classe avec la moins bonne. Une forte intensité de la fécondation paraît donc liée, pour les systèmes de conduite, à la présence de lumière et de chaleur au niveau des inflorescences, ainsi qu'à une vigueur réduite des sarments.

e) *Le poids de la baie* (tabl. 5)

L'observation principale concerne le « U » et le « D » qui ont les grains les plus petits, ce qui constitue théoriquement un gage de qualité. Ce phénomène est sans doute à relier au fait que ces deux systèmes sont ceux qui possèdent le plus de baies après la nouaison, le « U » surtout à cause de l'excellente initiation florale de ses bourgeons, le « D » surtout en raison de la bonne fécondation de ses fleurs. En outre, ces systèmes, du fait de leur vigueur freinée par les fortes chaleurs, présentent un régime hydrique très moyen, donc ne favorisent pas le gonflement des baies. Une autre remarque concerne le « V » qui à l'opposé, possède les baies les plus grosses.

f) *La production à l'ha* (tabl. 5)

Elle est mesurée pour chaque cep à la vendange. Tout d'abord, le nombre de grappes/m² à la vendange reflète très bien le nombre d'inflorescences/m² au cours de la « sortie ».

Le poids de vendange/m², ou la quantité estimée d'hl/ha, est la résultante

du nombre d'inflorescences et de fleurs, du taux de nouaison et du poids de la baie. Le meilleur rendement est assuré par le « V » du fait qu'il a une assez bonne initiation florale, une assez bonne nouaison et surtout les baies les plus grosses; le « U » se situe à ce même niveau surtout à cause de son excellente initiation florale; les autres différences sont beaucoup plus atténuées et difficilement interprétables en raison de l'influence diverse des composantes du rendement.

Influence du système de conduite sur la maturation

a) *Le pourcentage de véraison* (tabl. 6)

Cette notation ne fait apparaître qu'un faible retard des vignes larges à plan unique de palissage (« He », « Ho »), et à tronc très haut (« D », « S »).

b) *Les sucres* (tabl. 6)

Ce sont les systèmes à microclimat moyennement éclairé et chaud (« V » et « S ») qui présentent les baies les plus sucrées. Les systèmes à feuillage trop entassé (« He », « Ho ») se classent en dernier. Au milieu, se situent les vignes étroites (« Be », « Bo », « Re », « Ro ») et les vignes larges très ouvertes (« U », « D »), avec un avantage pour ces dernières.

L'explication de la teneur en sucres des baies apparaît liée de ce fait à la fois à la production totale de sucres de la souche (la photosynthèse du sarment, qui semble prépondérante dans un sens pour le « V », dans le sens opposé notamment pour le « He » et le « Ho »); à la facilité de migrations des sucres vers les raisins (accentuée, pour le « Re » et le « Ro », par le rognage qui semble diriger préférentiellement les sucres vers les baies); à la répartition de ces sucres en fonction du nombre de baies (modulant les actions précédentes). Il est intéressant de noter que le « V » est premier à la fois pour la photosynthèse globale, la vigueur, le rendement et le degré alcoolique.

c) *Les acides* (tabl. 6)

— L'acidité totale apporte peu d'informations précises dans le cas présent. En effet, elle est la résultante principalement de la teneur en acides malique et tartrique qui ont chacun des évolutions différentes dans la plante et dans le vin.

— L'acide malique. Le point le plus net est à relier à sa variation en fonction du microclimat du raisin. En effet, les microclimats chauds au niveau des baies sont en liaison avec une faible teneur en acide malique (sa dégradation prenant dans ces conditions largement le dessus sur sa synthèse). Toutefois, d'autres phénomènes interviennent : en particulier, le rôle des migrations de cet acide dans la plante qui pourraient être modifiées par la longueur du tronc et/ou le port des sarments (teneur relativement élevée en acide malique du « S » et du « D »), ainsi que par une production élevée de sucres favorisant peut-être sa synthèse (cas du « V »).

— L'acide tartrique. Ses variations en fonction du système de conduite sont moins accusées que pour l'acide malique. La principale conclusion est que les raisins sont un peu plus riches en acide tartrique lorsque leur microclimat est chaud. La dégradation par la chaleur assez difficile de cet acide, semble donc moins prendre

TABLEAU 6

Données concernant la maturation (1975 et 1976)

	Systèmes de conduite (cf. tabl. 1 et planches 1 et 2)									
	U	V	D	S	H_e	H_o	B_e	B_o	R_e	R_o
p. 100 moyen de véraison au 21 août	52a	52a	49b	49b	47b	48b	53a	52a	52a	53a
Degré alcoolique moyen en puissance du moût	11,55b	11,85a	11,45b	11,65	10,90c	10,95c	11,00c	11,10c	10,85	11,10c
Acidité totale moyenne du moût (m.eq/l)	141c	136c	138c	165a	141c	143c	139c	142c	146	152b
Acide malique moyen du moût (m.eq/l)	65,8c	76,3b	73,8b	90,0a	59,5c	74,8b	62,3c	72,8b	63,0c	62,3c
Acide tartrique moyen du moût (m.eq/l)	95,3b	81,0c	89,0	93,0	99,0b	94,0	98,8b	100,0b	109,8a	102,0b
Polyphénols totaux moyens des pellicules (indice de FOLIN/100 g de baies)	6,1a	5,6	6,0a	5,5	5,1b	5,3b	5,5	5,5	5,4	5,4
Anthocyanes moyennes des pellicules (mg/100 g des baies)	283a	243b	237b	230	180e	190e	210c	211c	203d	201d
Tanins moyens des pellicules (mg/100 g de baies)	547a	460b	526a	431b	505	454b	434b	418b	458b	549a
p. 100 de pourriture à la vendange (4 octobre)	5,0	10,0a	5,8b	6,5b	2,5c	5,5b	4,2	2,8	3,3	6,3b
Classement global des vins : dégustations de 1974-1975-1976.	1^{er}a	7^{e}c	8^{e}c	0^{e}c	10^{e}d	6^{e}b	3^{e}a	2^{e}a	5^{e}a	4^{e}a

Les lettres attenantes aux chiffres représentent un regroupement ordonné des systèmes de conduite issu des comparaisons multiples du test de KRUSKAL-WALLIS effectué au seuil de 5 p. 100.

La dernière ligne du tableau illustrant les résultats des dégustations de vins, représente ce regroupement obtenu dans ce cas à partir du test de FRIEDMAN effectué au seuil de 5 p. 100.

le dessus sur sa synthèse lorsque les raisins subissent des températures plus élevées. Là encore, des voies d'approche biochimique permettraient d'affiner l'interprétation des résultats.

d) *Les polyphénols* (tabl. 6)

L'analyse des polyphénols totaux ne permet pas l'élaboration de conclusions très rigoureuses du fait qu'elle reflète notamment la part respective de deux groupes — les anthocyanes et les tanins — dont l'évolution en fonction du système de conduite n'est pas rigoureusement parallèle.

Les anthocyanes des pellicules

Les différences enregistrées sont très importantes. Le système de conduite peut donc faire varier considérablement la couleur du vin. Le résultat de loin le plus remarquable est à mettre à l'actif du *système « U » qui, chaque année, assure une synthèse d'anthocyanes d'environ 40 p. 100 supérieure à celle du système traditionnel « Ro », et d'environ 50 p. 100 supérieure à celle de la vigne large classique « Ho »*.

La teneur la plus élevée des pellicules en anthocyanes correspond au système qui possède le microclimat des feuilles le plus éclairé et le plus chaud pendant la journée, et qui présente également les plus forts écarts thermiques entre le jour et la nuit. Il est possible de penser, surtout dans le cas du « U », que des chocs lumineux et/ou thermiques (analogues à certains effets de « sécheresse » : Bourzeix, *et al.*, 1977) doivent engendrer la synthèse de « précurseurs » d'anthocyanes au niveau des feuilles.

D'autre part, les expériences de Pirie et Mullins (1976) ainsi que des essais d'éclaircissage de grappes (Carbonneau *et al.*, 1977a) montrent que la teneur en sucres du raisin favorise la couleur, les sucres étant de toute façon des substrats de base pour l'ensemble des métabolites. Ceci expliquerait, en partie, le bon comportement du « V » et du « S » et le mauvais comportement du « He » et du « Ho ».

De plus, des essais d'effeuillage de la zone des grappes indiquent qu'un chaud microclimat des baies a également un effet positif sur la couleur, sans doute en favorisant l'apport d'énergie nécessaire à l'élaboration des molécules complexes polyphénoliques. Des analyses au niveau de baies isolées confirment ces thèses et font apparaître des effets néfastes des très fortes chaleurs au-delà d'un optimum (le « Be » et le « Re » pourraient se situer hors de telles limites).

En outre, les très fortes vigueurs provoquées, par exemple, par l'irrigation, sont en relation avec un fort entassement des feuilles autour des grappes et avec une attraction préférentielle de certains composés minéraux et organiques vers les apex. Des effets plus directs de l'eau et des nitrates sont en outre à envisager (Pirie et Mullins, 1976). La teneur en anthocyanes est dans ce cas très diminuée. Cet effet de compétition pourrait expliquer la très faible couleur notée pour le « He », système très vigoureux et produisant assez peu de sucres qui doivent faire défaut aux raisins.

L'explication de la synthèse des anthocyanes doit pour le moins faire entrer en ligne de compte la production des oses, l'apparition de « précurseurs » dans les feuilles, l'énergie thermique au niveau de la baie, la compétition pour certains métabolites entre les sarments et les raisins, et entre baies elles-mêmes. Enfin, il serait très intéressant de suivre le comportement des diverses familles d'anthocyanes.

effectué au seuil de 5 p. 100.

Les tanins des pellicules

Les systèmes de conduite agissent également assez fortement sur la synthèse des tanins. Une tendance apparaît :

un microclimat assez chaud au niveau des baies et des feuilles est indispensable à une bonne production de tanins. La conclusion la plus importante est la première place occupée par les systèmes « Ro » et « U ».

e) *Le pourcentage de pourriture* (tabl. 6)

Les chiffres avancés ne font pas apparaître de grosses différences entre les systèmes du fait que la vendange est décidée dès que le développement de la pourriture devient un peu important. Néanmoins, plusieurs conclusions semblent tout de même se dégager de ces notations :

— L'effet stimulant sur la pourriture d'un entassement du feuillage autour des baies, et de la proximité du sol. Ces deux facteurs provoquent un maintien de l'humidité sur les raisins.

— L'effet favorable d'une teneur en sucres relativement élevée des raisins assurant une bonne alimentation du mycélium.

Ces deux explications permettent d'interpréter le fait que ce sont les systèmes « V » et « S » qui présentent le plus de danger de pourriture.

L'effet favorable de l'irrigation sur la pourriture confirme enfin que la grosseur des baies est un facteur de sensibilité de ces dernières à cette maladie.

f) *Le vin* (tabl. 6)

Il convient, pour compléter les informations de la dernière ligne du tableau 6, de noter que les écarts importants au niveau de la composition des raisins se retrouvent dans les vins et paraissent s'accentuer au cours du vieillissement.

Le « U » est le système qui produit le vin le mieux noté lors des dégustations; c'est celui qui peut gagner le plus au vieillissement en raison de sa richesse en polyphénols; puis se classent les vignes étroites courantes de la région avec un avantage aux systèmes « Bo » et « Be » sur les systèmes « Ro » et « Re »; ensuite, il existe une nette cassure et les vins sont assez mal appréciés : celui de la vigne large classique « Ho » se classe 6e en raison de l'assez bon équilibre de ses constituants malgré la faible intensité de ces derniers; le vin du « V » est assez déséquilibré, comme celui des systèmes retombants « D » et « S » en général la dernière place est occupée par le « He » qui accuse les déséquilibres et la « petitesse » les plus importants.

Il apparaît donc que le vin du système « U » peut concurrencer et même améliorer (couleur et goût notamment) les vins traditionnels régionaux.

Conclusion

Ces résultats concernant les systèmes de conduite chez la Vigne portent sur les trois dernières saisons dans les conditions d'expérimentation décrites. Il n'est donc pas possible de prétendre établir des conclusions définitives. Toutefois, la

confirmation de certaines tendances est de nature à valoriser les résultats les plus marquants.

Cette étude originale de la Vigne considérée comme une plante entière, sous l'angle à la fois technique, bioclimatique et physiologique, semble permettre le progrès à la fois des connaissances sur cette plante avec la proposition de recherches approfondies dans certains domaines physiologiques (chocs thermiques et hydriques), et aussi de quelques applications pratiques.

La baisse de qualité œnologique, à production à l'ha égale, observée en vigne large classique par rapport à celle procurée par la vigne étroite traditionnelle a été confirmée.

Mais le résultat agronomique le plus intéressant sur l'ensemble des traitements étudiés, est la très bonne qualité œnologique fournie par le système de conduite « U » à faible densité de plantation, pour un bon niveau de production à l'ha.

Les efforts sont d'ores et déjà orientés vers la meilleure compréhension des phénomènes liés à ce système; vers l'adaptation de l'écartement des plans de palissage du « U » à des régions et à des génotypes variés, à partir des conditions moyennes du Bordelais; enfin vers la recherche des techniques culturales les plus simplifiées possibles, permettant de procurer à la Vigne, compte tenu des données économiques et des impératifs de mécanisation, le meilleur bioclimat.

Reçu pour publication en juillet 1977.

Remerciements

Nous tenons à remercier pour leurs conseils :

M. Rives M., Chef du Département de Génétique et d'Amélioration des Plantes.
M. Pouget R., Directeur de la Station de Recherches de Viticulture, I.N.R.A. de Bordeaux.
M. Chartier Ph., Directeur de la Station de Bioclimatologie, I.N.R.A. de la Minière.
M. Seguin G., Maître de Conférences à l'Institut d'Œnologie de Bordeaux II.
M. Delas J., Directeur de la Station d'Agronomie, I.N.R.A. de Bordeaux.

Summary

Attempt to define, by the whole plant biology, essential relationships between natural bioclimate, vine physiology and grape composition. Methodology and first results on training systems

This article presents simultaneously methodological data and first results (observed at Bordeaux since 1973), on bioclimate and physiology of the Vine studied as a whole plant. The agronomic aim is to find, for french vineyards, new training systems which conciliate berry quality and economical advantages, for usual yield levels.

Methodology

The experimental design on « Cabernet-Sauvignon » involves 10 principal training systems, in factorial combination with: 2 pruning types, with 2 « nodes /vine » levels, with 2 soils (irrigated or not).

The 10 training systems modify: the plantation density, the canopy shape, the packing at bunches level, the shoot bearing, the trunk length (table 1, plates 1 and 2).

Examples of statistical analysis (parametric and non-parametric) are given (table 2).
The measuring technics of the microclimate are:

— for light: Ph. A.R. cells and « fish-eye » photographs;
— for temperature: thermocouplers on leaves and berries;
— for water: neutronic probe and diffusion porometer.

The measuring technics of physiological parameters are:

— for stomatal density: rhodoid discs;
— for gross photosynthesis: $^{14}CO_2$ porometer;
— for growth: shoot length and weight (for each vine), leaf area with standard rule;
— for bud bursting and fertility: counting and evaluation of flowers number/node (for each vine), nouaison index, berry weight, yield/ha (for each vine);
— for maturation: veraison percentage, sugar content, malic and tartaric acid content, anthocyanin and tanin content, rot percentage, on samplings; refractometric index and total acidity, on each vine;
— for wine: microvinifications for the 10 training systems with analysises and tastings.

Results

Table 3 shows microclimatic data.
Table 4 shows measurements concerning vegetative part: photosynthesis and growth.
Table 5 shows observations on productive part: bud bursting, floral initiation and yield.
Table 6 shows analysis of many maturation parameters and results of wines tastings.
The first important conclusions of this experimentation in our conditions are that:

— Shoot photosynthesis and growth are optimal for training systems insuring a good light intensity on leaves (« V ») but not a maximum one (« U »), probably because of the depressing effect of high temperatures on photosynthetic rate and on growth. The trunk length reduces photosynthesis and growth. A good water regime has the opposite effect.

— Floral initiation is optimal for training systems insuring the best light intensity on leaves (« U »), but not the maximum one at the renewal area level (« D »), probably because of the depressing effect of high temperatures on bud differentiation.

— Fruit-set is mainly a matter of good flower exposure and low vigor (« D »:good; « S »:bad).

— Yield/ha is optimal for training systems insuring either the best floral initiation (« U ») or the best berries alimentation (« V »).

— Berry sugar content is optimal for training systems insuring the best berry alimentation which leads to heavy and sweet grapes (« V »).

— Berry acid content is mostly bounded to malic acid content which is low for warm berries microclimates (« H_e », « B_e », « R_e », « R_0 », « U »).

— Berry polyphenol content, and particularly berry anthocyanin content, is optimal for training systems insuring the best light intensity and the best temperature on leaves (« U »). Concerning berry microclimate, there is a thermic optimum which is often exceeded by fully exposed berries.

— Rot percentage is maximum for humid berry microclimates and for the sweetest berries (« S », « V »).

— Wine quality is in relation mostly to polyphenolic compounds but with thresholds for alcohol and acidity. The « U » system is considered as the best. The « H_0 » system is confirmed to have a lower wine quality than the check « R_0 » or similar systems: « R_e », « B_0 », « B_e ». The others systems (« V », « S », « D », « H_e ») have very unbalanced wines.

— The « U » system seems to have interesting agronomic qualities. Our research consists now of the adaptation of this kind of system to different vine-plants, ecological situations and economic conditions.

Références bibliographiques

BOUARD J., POUGET R., RIBEREAU-GAYON P., RIBEREAU-GAYON G., SEGUIN G., CASTERAN P., 1971. *Ampélologie — Sciences et Techniques de la Vigne*, ed. Dunod, **1**, 725 p., **2**, 719 p.

BOUBALS D., 1962. Un essai d'interprétation des résultats d'expérimentation Vigne haute — Vigne basse. *Journées C.E.T.A.* « *Viticulture* », étude nº 615.

BOURZEIX M., HEREDIA N., MERIAUX S., ROLLIN H., RUTTEN P., 1977. De l'influence de l'alimentation hydrique de la Vigne sur les caractéristiques anatomiques des baies de raisins et leur richesse en couleur, tanins et autres constituants phénoliques. *C. R. Acad. Sc. Paris*, **284**, D, 365-368.

BESSIS R., 1977. (Communication personnelle).

CARBONNEAU A., 1976a. Principes et méthodes de mesure de la surface foliaire. Essai de caractérisation des types de feuilles dans le genre *Vitis*. *Ann. Amélior. Plantes*, **26** (2), 327-343.

CARBONNEAU A., 1976b. Analyse de la croissance des feuilles du sarment de vigne : estimation de sa surface foliaire par échantillonnage. *Connaiss. Vigne Vin*, **10** (2), 141-159.

CARBONNEAU A., 1976c. Mise au point bibliographique sur la photosynthèse chez la Vigne. *Connaiss. Vigne Vin*, **10** (3), 249-267.

CARBONNEAU A., LECLAIR Ph., DUMARTIN P., CORDEAU J., ROUSSEL C., 1977a. Étude de l'influence du rapport « partie végétative /partie productrice » sur la production et la qualité des raisins. *Connaiss. Vigne Vin*, **11** (2), 105-130.

CARBONNEAU A., 1977b. Considérations sur la Biologie de la plante entière en tant que discipline autonome. *TDR* (*), **5**, 189-197.

CHARTIER Ph., BECKER M., BONHOMME R., BONY J. P., 1973. Effets physiologiques et caractérisation du rayonnement solaire dans le cadre d'une méthode d'aménagement sylvicole en forêt dense africaine. *Rev. Bois et Forêts des Tropiques*, **152**, 19-35.

CORDEAU J., DUMARTIN P., 1973. Étude comparée de deux modes de conduite du vignoble : vigne large en cordons, vigne étroite en conduite classique. *C. R. Ch. Agric. Gironde et Inst. Tech. Vigne Vin*, 20 p.

HUGLIN P., 1977. Influence des pratiques culturales sur la qualité de la vendange dans les régions tempérées. (Communication personnelle).

KASIMATIS A. N., LIDER L. A., KLIEWER W. M., 1975. Influence of trellising on growth and yield of « Thompson seedless » vines. *Am. J. Enol. Viticul.*, **26** (3), 119-129.

LAFON J., COUILLAUD P., GAY-BELLILE F., 1963. Les nouveaux modes de conduite dans les vignobles à vins blancs du Sud-Ouest. *Bull. tech. Inform.*, **182**, 1-36.

PIRIE A., MULLINS M. G., 1976. Changes in anthocyanin and phenolics content of grapevine leaf and fruit tissues treated with sucrose, nitrate and abscissic acid. *Plant Physiol.*, **58**, 468-472.

RIVES M., CASTERAN P., LECLAIR Ph., 1973. Comportement des vignes larges classiques et des vignes étroites traditionnelles. (Communication personnelle).

SHAULIS N., AMBERG H., CROWE D., 1966. Response of « Concord » grapes to light, exposure and Geneva Double Curtain training. *J. Amer. Soc. hortic. Sci.*, **89**, 268-280.

SMART R. E., 1976. *Implications of the radiation microclimate for productivity of vineyards*. Thesis presented to the Faculty of Graduate School of Cornell University for the Degree of Doctor of Philosophy, 174 p.

(*) TDR, Bulletin de liaison interne du Département de Génétique et d'Amélioration des Plantes de l'I.N.R.A., a une circulation restreinte; une copie de l'article cité peut être obtenue en s'adressant au Département de Génétique et d'Amélioration des Plantes, 11, rue Jean-Nicot, 75007 Paris, ou à l'auteur.

Ann. Amélior. Plantes, 1978, **28** (2), 223-229.

Comportement en zone tropicale, d'hybrides F_1 d'oignon (*Allium cepa* L.) entre variétés sensibles à la photopériode et une variété indifférente

G. ANAÏS et B. SCHWEISGUTH *

avec la collaboration technique de C. VINCENT et P. FORTUNÉ

Station d'Amélioration des Plantes,
Centre de Recherches agronomiques des Antilles, I.N.R.A.,
Domaine Duclos, 97170 Petit-Bourg, Guadeloupe.

* *Station d'Amélioration des Plantes,*
Centre national de Recherches agronomiques, I.N.R.A.,
78000 Versailles

Résumé

L'observation en zone tropicale (Guadeloupe, Antilles françaises), d'hybride F_1 entre la variété « Violet de Galmi » indifférente à la photopériode et des lignées sensibles à la photopériode a mis en évidence la dominance du caractère d'insensibilité à la photopériode de « Violet de Galmi ».

Il est possible d'envisager la production d'hybrides F_1 entre variétés de jour long et variétés indifférentes pour la culture en zone tropicale.

Introduction

L'Oignon est généralement connu comme une espèce sensible à la photopériode. La tubérisation se fait lorsque la longueur du jour atteint un seuil minimum (SCHWEISGUTH, 1976).

Parmi les variétés, on peut distinguer 2 groupes :

1. Variétés de « Jour long » : le seuil de tubérisation peut atteindre 15 à 16 heures. On trouve dans ce groupe les variétés cultivées dans les zones septentrionales.

2. Variétés de « Jour court » : le seuil se situe à 12 heures de jour. Dans ce groupe se situe « White Creole ».

Cependant, nous avons pu distinguer chez certaines variétés cultivées en Guadeloupe, en particulier « Violet de Galmi », une formation de bulbes en conditions de longueur de jour inférieur à 12 heures.

Ce type de variétés nous a semblé indifférent à la photopériode, il produit des bulbes de taille normale quelle que soit l'époque du semis, alors que les variétés de jours courts donnent des bulbes de plus en plus petits à mesure que l'on sème en jours croissants. Il constituerait alors un troisième groupe dont l'existence n'a pas été jusqu'ici signalée : le groupe des variétés indifférentes.

Ce type de variétés tubérise lorsque la plante atteint un stade de maturité physiologique, indépendamment de la photopériode. Seules les variétés de jour court ou indifférentes sont cultivables sous les tropiques. En Guadeloupe, la longueur du jour varie entre 11 et 13 heures; dans ces conditions, les variétés de jour long ont une croissance végétative indéfinie mais ne tubérisent pas.

Nous résumons brièvement les conditions de culture de l'Oignon aux Antilles, dont le détail a déjà été publié (ANAIS, 1973).

1. — *Date de semis*

Elle est fonction du type de variété choisi (jour court ou indifférent) et des conditions climatiques.

1.1. — *Les variétés de « jour court »*

Elles devront être semées suffisamment longtemps avant la date où la longueur du jour atteint le seuil photopériodique afin d'obtenir une plante de bonne dimension au moment où va se déclencher la tubérisation sous l'influence des jours de 12 heures. En effet, la taille du bulbe dépend du nombre de feuilles de la plante au moment de l'induction. Dans ces conditions, les semis sont effectués à l'automne (septembre à décembre). Plus on sème tard, plus les oignons obtenus sont petits. Si les semis sont effectués au moment où la durée du jour dépasse 12 heures, on obtient de très petits bulbes qui peuvent être utilisés comme semences pour la saison suivante (technique de l'oignon de Mulhouse), ou pour l'industrie de la conserve (petits oignons blancs au vinaigre).

1.2. — *Les variétés indifférentes*

Elles peuvent théoriquement être semées à n'importe quelle époque de l'année, sans tenir compte de la photopériode. Mais on sait qu'il vaut mieux récolter durant la saison sèche (janvier à avril) car les bulbes récoltés humides se conservent mal, et les risques de pourriture au champ augmentent. Pour tenir compte des exigences concernant les dates de récoltes, les variétés indifférentes sont également semées à l'automne, mais contrairement aux variétés de jour court la date de semis n'influe pas sur la taille du bulbe. On peut également semer au printemps pour récolter en été (juillet-août) dans les régions où peut exister une période sèche à cette époque (Barbade et Grande-Terre).

2. — *Choix variétal*

Parmi les variétés expérimentées aux Antilles, celles qui ont donné les meilleurs résultats sont :

— Deux variétés de jour court « Early Grano » et F_1 « Granex ». Ce sont des variétés de couleur jaune paille, productives, mais dont la durée de conservation du bulbe est très courte (à peine deux mois).

— Une variété indifférente « Violet de Galmi », précoce, productive et de bonne conservation (6 mois à 1 an) mais dont la couleur violette est moins appréciée du consommateur. Cette variété a été sélectionnée dans une population locale du Niger par J. NABOS.

L'objet du travail est d'étudier les performances des hybrides F_1 entre « Violet de Galmi » et diverses variétés sensibles à la photopériode.

Il manque dans la gamme des oignons tropicaux des variétés jaunes de bonne conservation et des variétés blanches pour l'industrie. C'est pourquoi nous avons entrepris des croisements entre « Violet de Galmi » comme géniteur tropical, et des variétés sensibles à la photopériode.

Matériel végétal utilisé et méthodes de croisement

Deux séries de croisements ont été faites à Versailles, l'une en 1975, l'autre en 1976, avec des variétés ou lignées sensibles à la longueur d'un jour.

1. — *Croisements faits en 1975*

Les bulbes de « Violet de Galmi » provenaient de Guadeloupe. Ils ont été plantés soit en pots, en serre, soit à l'extérieur en pleine terre ou en châssis froids, le 18 mars.

1.1. — « *White Creole* » × « *Violet de Galmi* »

La variété « White Creole » a été utilisée dans ce croisement parce qu'elle apporte à la fois l'absence de couleur des bulbes et une très forte teneur en matière sèche (18 à 19 p. 100).

Les deux plantes de « Violet de Galmi » qui ont fleuri en serre ont servi de parent mâle dans ce croisement.

Les plantes de « White Creole » — parent femelle — ont été obtenues à partir d'un semis fait au printemps 1973. Les petits bulbes qui ont été récoltés ont été plantés à l'automne pour passer l'hiver 1973-1974. Les plantes n'ont pas monté à fleurs, mais les bulbes ont grossi. Ils ont été replantés à l'automne, en châssis pour passer l'hiver 1974-75. Ils ont monté à fleurs assez tôt au printemps. Pour ralentir leur montée à fleur et faire coïncider leur floraison avec celles des plantes de « Violet de Galmi », les plantes ont été maintenues quelques semaines en chambre froide à environ 8 °C.

Les croisements ont été faits avec émasculation. Pendant quelques jours,

deux fois par jour, les étamines des fleurs nouvellement ouvertes étaient enlevées. La pollinisation des stigmates a été faite à la main, en même temps et pendant les jours qui ont suivi.

1.2. — *SR 144-4-5-3m* × « *Violet de Galmi* »
(*315* × *SR 144-4-5-2-1*) × « *Violet de Galmi* »

Ces deux lignées qui forment un couple presque isogénique « mainteneur de stérilité »/« mâle-stérile », ont des bulbes plats épais, de couleur jaune cuivré, et de bonne conservation. Elles ont été choisies comme parents de ces croisements parce que leur floraison tardive coïncidait avec celle des plantes de « Violet de Galmi » cultivées à l'extérieur.

Ce sont deux plantes de « Violet de Galmi » qui ont fleuri l'une en pleine terre, l'autre en châssis, qui ont servi de parents mâles dans ces deux croisements.

Les lignées — parents femelles — sont issues de la variété « Stuttgater Riesen » : les plantes provenaient du champ de porte-graines.

SR 144-4-5-3m a des fleurs normales; le croisement a été fait à la main, avec émasculation.

(315 × SR 144-4-5-2-1) est mâle-stérile, avec le cytoplasme stérile T (SCHWEISGUTH, 1973), la pollinisation a aussi été faite à la main.

2. — *Croisements faits en 1975*

Les plantes de « Violet de Galmi » utilisées dans ces croisements ont été élevées à Versailles. Les bulbes ont été produits en châssis froid en semis de printemps (1975). Ils ont été replantés, en châssis, à l'automne. Deux plantes ont été transférées en serre fin mai.

Les lignées à bulbes jaunes et sensibles à la longueur du jour ont été choisies très différentes les unes des autres, mais ayant toutes les trois une montée à fleur précoce. Une ou deux plantes de chacune de ces lignées ont été prises du champ de porte-graines pour être mises en serre début avril.

Up 39-1-1m 10 : lignée issue de « Up-to-date », à bulbe plat épais, jaune cuivré, de bonne conservation.

Glo 7-2-8m : lignée issue de « Golden Globe », à bulbe presque rond, jaune, de bonne conservation.

G-E-9-5 : lignée issue d'une population sélectionnée à Versailles à partir de « Géant d'Espagne », à bulbe rond, cuivré, de conservation moyenne.

Les croisements ont été faits sans émasculation. Une inflorescence de chaque parent a été enfermée dans un même sachet de papier sulfurisé. Des mouches ont assuré la pollinisation.

Les graines ont été récoltées sur les deux parents, pour chaque croisement, elles sont un mélange d'hybride et d'autofécondation.

Les hybrides sont reconnaissables par la couleur violette du bulbe dans le cas des graines récoltées sur les lignées jaunes. En effet, la couleur violette est dominante sur le jaune.

Seules les graines récoltées sur les lignées jaunes ont été semées en Guadeloupe afin de faciliter l'observation des hybrides F_1.

Résultats

Production de bulbes

Les F_1 semées en novembre 1975, ont produit des bulbes récoltés en avril 1976. Les F_1 semées en septembre 1976 ont produit des bulbes récoltés entre mars et mai 1977. Toutes les F_1 ont tubérisé.

Le tableau I résume les observations faites sur les bulbes hybrides F_1.

La couleur blanche de « White Creole » est dominante sur le violet.

TABLEAU I

Croisements	Nbre de plantes observées	Couleur	Forme	Poids moyen /g	Précocité / Violet de Galmi
« White creole » × « Violet de Galmi »	13	Blanc	presque rond	96	— 8 jours
SR 144-4-5-3 m × « Violet de Galmi »	35	Violet	légèrement aplati	82	— 15 jours
315 × SR 144-4-5-2-1 × « Violet de Galmi »	55	Violet	rond	80	— 15 jours
Up 39-1-1 m 10 × « Violet de Galmi »	36	Violet	aplati	93	— 1 mois
G10-7-2-8 m × « Violet de Galmi »	21	Violet	presque rond	75	— 15 jours
GE-9-5 × « Violet de Galmi ». .	17	Violet	presque rond	79	— 15 jours

Toutes les F_1 sont moins précoces que « Violet de Galmi ». Les plantes autofécondées n'ont pas tubérisé. Elles étaient reconnaissables à leur couleur jaune.

Les bulbes récoltés en 1976 ont été immédiatement plantés. Les premières hampes florales sont apparues au début de décembre et les graines récoltées au début de mars 1977.

Nous avons obtenu respectivement par plante :

— 32 graines sur (315 × SR 144-4-5-2-1) × « Violet de Galmi »,

— 69 graines sur SR 144-4-5-3m × « Violet de Galmi ».

Conclusion

Au vu de ces résultats, nous pouvons conclure que l'indifférence à la photopériode de l'oignon « Violet de Galmi » est un caractère dominant. La première conséquence est que les hybrides F_1 entre variétés de jour long et variétés indiffé-

Ann. Amélior. Plantes, 1978, **28** (2), 231-250.

Mutagenèse et recombinaison

A. DESHAYES

Laboratoire de Mutagenèse,
Station d'Amélioration des Plantes,
Centre de Recherches de Dijon, I.N.R.A.,
B.V. 1540, 21034 Dijon

Résumé

La question qui est posée dans cet article, est de savoir si la mutagenèse peut constituer un moyen pour augmenter le nombre des combinaisons génétiques dans une population de plantes issues d'un croisement, c'est-à-dire pour augmenter les fréquences de recombinaisons méiotiques; une telle possibilité accroîtrait l'efficacité des processus de sélection.

Avant de pouvoir utiliser valablement la mutagenèse dans cette perspective, des difficultés sont encore à surmonter : les unes sont inhérentes à l'emploi de tout agent mutagène, dont on ne sait pas diriger les effets; les autres sont liées à l'état d'ignorance dans lequel on est des systèmes de contrôle génétique de la recombinaison. Des études réalisées chez quelques champignons permettent cependant d'appréhender la multiplicité et la complexité de ces contrôles. Des suggestions sont formulées en conclusion pour tenter de tester les possibilités d'utilisation de la mutagenèse pour augmenter la fréquence de recombinaison.

Parmi les moyens dont dispose le généticien pour augmenter la variabilité, la recombinaison est le plus efficace, à condition d'être capable d'exercer, au moment opportun, le choix des combinaisons génétiques souhaitées.

L'utilisation de la recombinaison peut se concevoir de deux manières :

1) Soit on cherche parmi les descendants d'un hybride, les combinaisons génétiques jugées intéressantes, sans exercer aucune action pour augmenter le nombre de combinaisons offertes au choix. Chaque combinaison retenue est alors extraite de la population et considérée individuellement dans le processus de sélection.

2) Soit on tente de trouver un moyen d'augmenter le nombre de combinaisons génétiques dans une population de plantes. Les moyens disponibles sont au moins au nombre de trois : un dispositif expérimental particulier, un traitement mutagène ou un système génétique qui favorise la recombinaison d'une manière permanente au cours des générations sexuées.

Ces deux manières d'envisager l'utilisation de la recombinaison, bien que n'étant pas antagonistes, n'ont pas la même valeur au regard de l'objectif qui est de disposer d'une variabilité maximale pour augmenter la probabilité du « bon choix ». La deuxième attitude, qui consiste à rechercher l'augmentation de la fréquence de recombinaison, permet d'éclairer sous un jour nouveau ce que l'on peut attendre de la mutagenèse; elle permet également d'introduire dans le cadre de cet exposé l'existence, d'une part des *gènes mutateurs* qui contribuent à enrichir la variabilité et d'autre part ce que l'on a appelé les *gènes sauteurs*. Ces derniers conduisent à des réarrangements de l'information génétique qui ont pendant longtemps troublé les généticiens, au point qu'ils parlaient de « recombinaisons illégitimes » pour désigner les réarrangements inattendus.

Avant d'aborder le problème de l'utilisation de la mutagenèse pour augmenter la probabilité de recombinaison, il est important de rappeler ce que l'on sait du contrôle génétique de la recombinaison.

I. — Contrôle génétique de la recombinaison

Les facteurs génétiques qui contrôlent la recombinaison ont été classés en deux groupes (Simchen et Stamberg, 1969; Pandey, 1971; Catcheside, 1974). Il y a d'une part les gènes à « effet général », encore appelés gènes de « contrôle grossier » et d'autre part les gènes à « effet localisé » ou gène de « contrôle fin ».

A. — *Gènes à effet général*

Les gènes de ce groupe sont ceux qui interviennent dans les événements essentiels, qui précèdent, suivent ou qui sont un des éléments des processus de recombinaison. Ils ont une action générale, non localisée à une région particulière du génome. Ce groupe comprend donc tous les gènes qui sont impliqués dans :

a) La replication et la réparation du DNA; il s'agit par exemple des gènes *rec* chez *Escherechia coli* (Clark et Margulis, 1965), des gènes *uvs* chez *Neurospora crassa* (Chang et Tuveson, 1967) chez *Aspergillus nidulans* (Jansen, 1970; Fortuin, 1971) ou chez *Ustilago maydis* (Holliday, 1967). Il est à noter que l'on sait peu de chose sur le contrôle de la réplication et de la réparation du DNA chez les végétaux supérieurs.

b) Le déroulement de la méiose; certain de ces gènes affectent une étape essentielle de la méiose, ce qui entraîne une non disjonction de chromosomes homologues à l'anaphase et conduit généralement à des cellules sporophytiques qui avortent; de tels mutants de méiose ont été décrits chez *Neurospora crassa* (Smith, 1973), *Podospora anserina* (Simonet et Zickler, 1972) et également chez *Drosophila melanogaster* (Sandler et Lindsley, 1974). D'autres gènes, favorisent ou empêchent l'appariement des chromosomes, mais sans affecter la viabilité des spores. Ainsi le gène *C3G* chez la Drosophile (Gowen, 1933) empêche les crossing over à la méiose mais par contre n'affecte pas les recombinaisons mitotiques (Le Clerc, 1946). Chez *Triticum aestivum*, la mutation *ph* (Wall, Riley et Gale, 1971) localisée sur le bras long du chromosome 5B permet les appariements entre chromosomes homéologues. Enfin chez l'Orge le contrôle de l'appariement des chromosomes est polygénique (Gale et Rees, 1970).

B. — *Gènes à effet localisé*

Un deuxième groupe est constitué par les gènes dont l'action se superpose à celle du contrôle grossier et se traduit par une augmentation ou une diminution de la fréquence de recombinaison dans certaines régions spécifiques du génome. D'après les études réalisées chez *Neurospora crassa*, *Schizophyllum commune* et *Saccharomyces cerevisiae*, il existerait au moins trois types de contrôle génétique de la fréquence de recombinaison. La meilleure étude de ces systèmes de contrôle a été réalisée chez *Neurospora crassa* et il est intéressant d'en présenter les aspects principaux.

Exemple de Neurospora crassa

a) *Les gènes « rec »*

Un premier ensemble de gènes est constitué par les gènes *rec* dont trois formes ont été localisées sur les chromosomes : *rec 1* sur le chromosome V (Jessop et Catcheside, 1965) *rec 2* sur le chromosome IV (Smith, 1966) et *rec 3* sur le chromosome I (Catcheside, 1966).

Ces gènes agissent à distance et peuvent contrôler les fréquences de recombinaison intra- et intergéniques (fig. 1).

- L'allèle récessif *rec 1* augmente la fréquence de recombinaison au locus *his 1* par un facteur 15, comparée à celle observée lorsque c'est l'allèle *rec* 1^+ qui est présent dans le génome.

- La distance génétique qui sépare les gènes *pyr 3* et *his 5* situés sur le chromosome IV est de 1,8 en présence de *rec*$^+$, par contre, elle est de 23,3 en présence de *rec 2*.

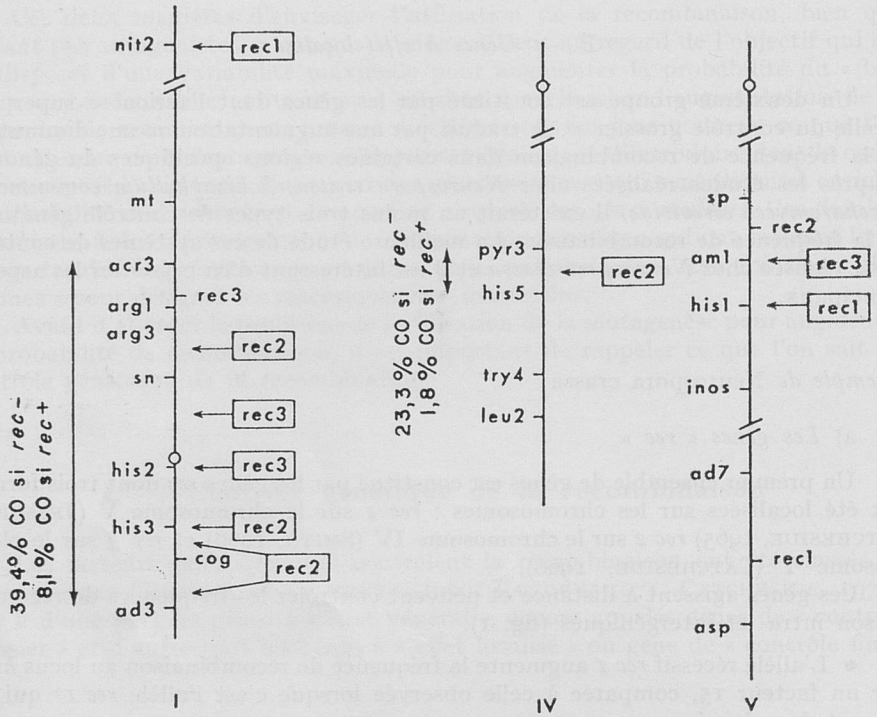
- Lorsque les trois gènes *rec* sont à l'état récessif, le pourcentage de crossing over, entre les gènes *acr 3* et *ad 3*, est de 39,4 p. 100 alors qu'elle n'est que de 8,10 p. 100 en présence des allèles sauvages *rec*$^+$.

- Outre les allèles *rec* 3^+ et *rec* 3^-, un troisième allèle a été trouvé : *rec* 3^L (Catcheside, 1975). Chaque allèle se distingue par son action aux loci *am 1* et *his 2*. L'effet relatif de *rec* 3^+, *rec* 3^L et *rec* 3^-, chacun associé à *rec* 3^-, sur le taux de recombinaison est de 1:8:25 au locus *am 1* et de 8:8:48 au locus *his 2* (fig. 1). Ainsi les allèles *rec* 3^+ et *rec* 3^L se distinguent nettement de leur action au locus *am 1* mais ont un effet identique au locus *his 2*.

b) *Les gènes « con »*

Le fait qu'un gène *rec* agisse en des régions précises du génome suppose 1) qu'il existe un site de reconnaissance spécifique pour le produit de ce gène et 2) que ce site soit localisé dans la « région cible » du gène *rec*. Cette reconnaissance serait le fait de gènes de contrôle (gènes *con*) (Catcheside, 1966) qui seraient de trois types *con 1*, *con 2* et *con 3*, chacun étant capable de reconnaître spécifiquement le produit d'un seul gène *rec*.

L'existence de formes alléliques des gènes *con* est suggérée par les résultats évoqués précédemment (fig. 1). On peut en effet penser qu'il existerait un allèle du gène *con 3*, situé près du locus *am 1* et qui serait capable de distinguer les pro-



	rec 3^{+}	*rec* 3^{L}	*rec* 3^{-}
am1	1	8	25
his2	8	8	48

FIG. 1. — *Contrôle de la recombinaison chez* N. crassa.
CATCHESIDE 1974.

duits des allèles *rec* 3^{+} et *rec* 3^{L}, alors que l'allèle de *con 3* situé près de *his 2* ne le serait pas.

La signification de l'association entre le produit du gène *rec* et le gène *con* sur le contrôle de la fréquence de recombinaison est mal connue, mais elle pourrait être de favoriser plus ou moins les appariements dans le voisinage du gène *con*.

c) *Les gènes « cog »*

Un troisième ensemble de gènes intervenant dans le contrôle de la recombinaison est constitué par les gènes *cog* (ANGEL, AUSTIN et CATCHESIDE, 1970). Ceux-ci, une fois les appariements réalisés, seraient les sites d'initiation des hétéroduplex de DNA, c'est-à-dire les sites de reconnaissance d'endonucléases. En conséquence, ces gènes *cog* ont une action localisée et à chaque gène *con* devrait être associé un gène *cog*. Un seul gène *cog* a jusqu'à présent été isolé, il est localisé

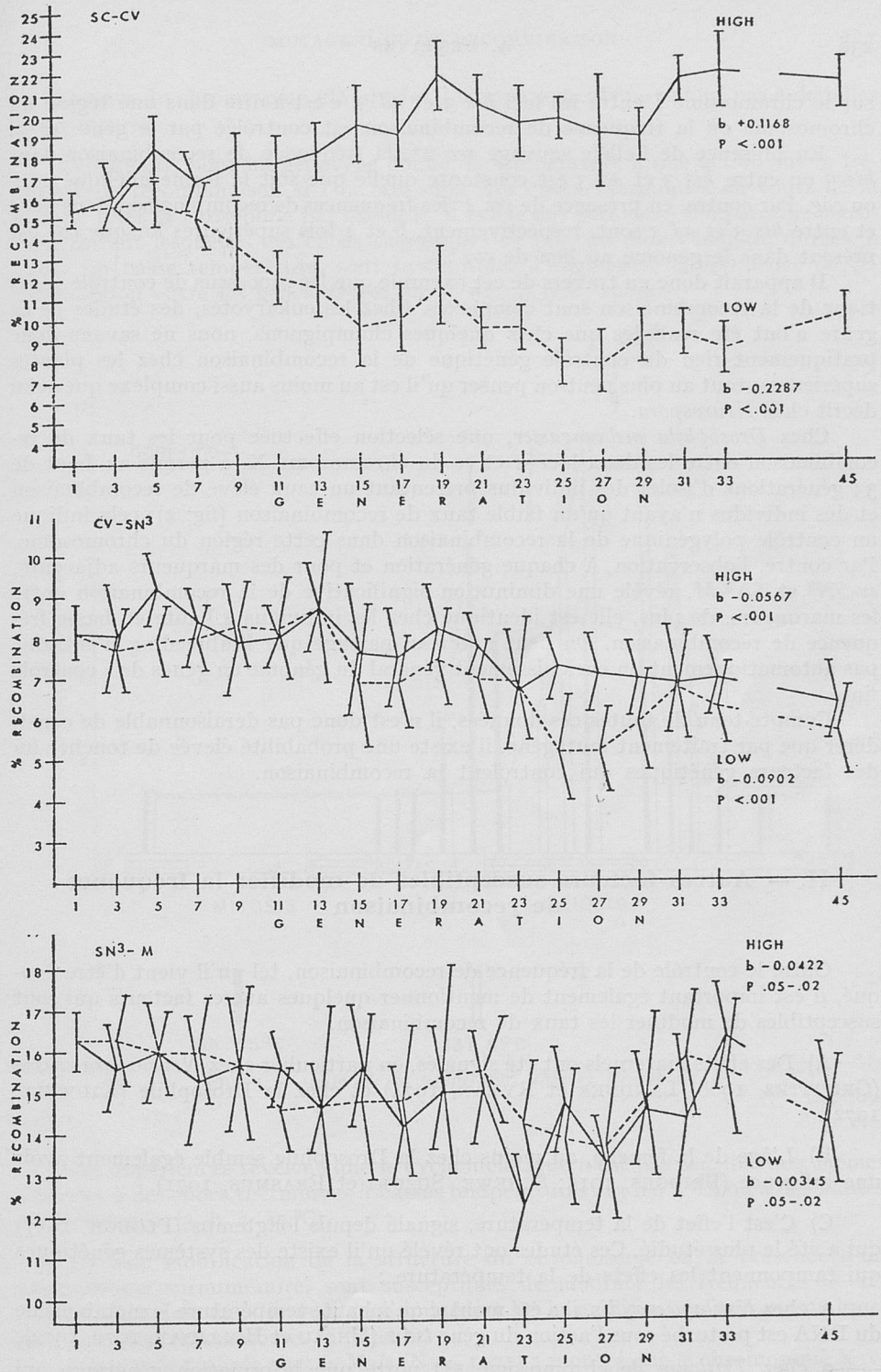


FIG. 2. — *Sélection de souches à haute et basse fréquence de recombinaison chez la Drosophile.*

CHINNICI, 1971*a*

sur le chromosome I entre les loci *his 3* et *ad 3*, c'est-à-dire dans une région du chromosome où la fréquence de recombinaison est contrôlée par le gène *rec 2*.

En présence de l'allèle sauvage *rec 2*$^+$, la fréquence de recombinaison dans *his 3* ou entre *his 3* et *ad 3* est constante quelle que soit la forme allélique *cog*$^+$ ou *cog*. Par contre, en présence de *rec 2*$^-$ les fréquences de recombinaison dans *his 3* et entre *his 3* et *ad 3* sont, respectivement, 6 et 4 fois supérieures lorsque *cog* est présent dans le génome au lieu de *cog*$^+$.

Il apparaît donc au travers de cet exemple que les processus de contrôle génétique de la recombinaison sont complexes. Chez les eukaryotes, des études de ce genre n'ont été réalisées que chez quelques champignons, nous ne savons donc pratiquement rien du contrôle génétique de la recombinaison chez les plantes supérieures; tout au plus peut-on penser qu'il est au moins aussi complexe que celui décrit chez *Neurospora*.

Chez *Drosophila melanogaster*, une sélection effectuée pour les taux de recombinaison entre les deux loci *sc* et *cv* du chromosome X, a permis au bout de 33 générations d'isoler des individus présentant un taux élevé de recombinaison et des individus n'ayant qu'un faible taux de recombinaison (fig. 2); cela indique un contrôle polygénique de la recombinaison dans cette région du chromosome. Par contre, l'observation, à chaque génération et pour des marqueurs adjacents, *cv-SN*^{3} et *SN*^{3}*-M*, révèle une diminution significative de la recombinaison entre les marqueurs, de plus, elle est identique chez les individus à haute et basse fréquence de recombinaison. On peut noter au passage que l'inbreeding n'entraîne pas automatiquement un enrichissement général du génome en gènes de « contrôle fin ».

Compte-tenu de toutes ces données, il n'est donc pas déraisonnable de considérer que par traitement mutagène, il existe une probabilité élevée de toucher un des facteurs génétiques qui contrôlent la recombinaison.

II. — Autres facteurs susceptibles de modifier la fréquence de recombinaison

Outre le contrôle de la fréquence de recombinaison, tel qu'il vient d'être évoqué, il est important également de mentionner quelques autres facteurs qui sont susceptibles de modifier les taux de recombinaison.

A) Des effets maternels ont été signalés, en particulier chez *Neurospora crassa* (Griffiths, 1968; Landner et Ryman, 1974) et chez la Drosophile (Kidwell, 1972).

B) L'âge de la femelle, au moins chez la Drosophile semble également avoir une influence (Bridges, 1915; Schewe, Suzuki et Erasmus, 1971).

C) C'est l'effet de la température, signalé depuis longtemps (Plough, 1917) qui a été le plus étudié. Ces études ont révélé qu'il existe des systèmes génétiques qui tamponnent les effets de la température :

- chez *Ustilago maydis*, il a été montré qu'à haute température le métabolisme du DNA est perturbé sous l'action du gène *tsd 1* (Unsau et Holliday, 1970, 1972);
- chez *Triticum*, le chromosome 5D porte une information génétique qui permet les appariements à des températures inférieures à 15 °C (Riley, 1972);

en l'absence du chromosome 5D en effet, les appariements ne se font pas à de telles températures.

Cependant, pour un génotype donné, la température a une action sur la fréquence de recombinaison si l'on fait subir des chocs thermiques au cours de la méiose. Chez la Drosophile par exemple, il existe des périodes « température sensible » durant lesquelles des chocs thermiques de plus ou moins longues durées, à haute ou basse température, sont susceptibles d'augmenter la fréquence de recombinaison entre les gènes *den* et *me-1* (fig. 3) (Lu, 1974).

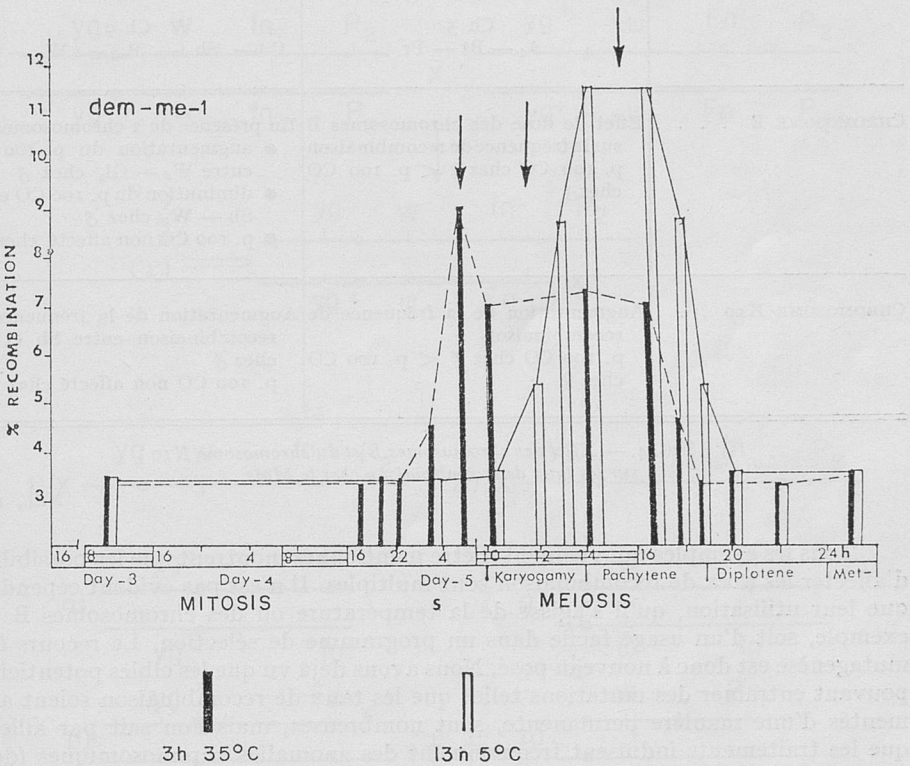


Fig. 3. — *Effet de la température chez la Drosophile.*

Lu, 1974

Ces expériences révèlent que le cycle méiotique n'est pas sensible aux mêmes périodes à des chocs thermiques à basses températures (13 h à 5 °C) ou à des hautes températures (3 h à 35 °C).

D) Une modification de la structure du chromosome ou la présence d'un chromosome surnuméraire, sont susceptibles de modifier les fréquences de recombinaison soit dans le voisinage immédiat de la modification chromosomique, soit sur des chromosomes différents.

Une étude réalisée chez le Maïs (Nel, 1971) a montré que le chromosome K10, qui porte un « nœud hétérochromatique » caractéristique (Rhoades, 1955) et

les chromosomes B, riches en hétérochromatine (MUNTZING, 1974) modifient les fréquences de recombinaison dans les segments *A2-Bt-PR* du chromosome 5 et *C-Sh-B_3-W_x-GL_{15}* du chromosome 9. L'analyse des résultats (fig. 4) montre que selon le segment considéré et selon la présence du chromosome K10 ou d'un ou plusieurs chromosomes B, les augmentations des fréquences de recombinaison sont différentes. A l'intérieur d'un même segment les pourcentages de crossing over entre les gènes marqueurs peuvent également varier. De plus, des différences ont été observées entre les gamétophytes mâles et femelles.

	Ch 5 A_2 — Bt — Pr	Ch 9 C — Sh — B_3 — W_x — Gl_{15}
CHROMOSOME B	Effet de dose des chromosomes B sur la fréquence de recombinaison p. 100 CO chez ♀ < p. 100 CO chez ♂	En présence de 2 chromosomes B : ● augmentation du p. 100 CO entre W_x — Gl_5 chez ♂ ● diminution du p. 100 CO entre Sh — W_x chez ♂ ● p. 100 CO non affecté chez la ♀
CHROMOSOME K10 . . .	Augmentation de la fréquence de recombinaison p. 100 CO chez ♂ < p. 100 CO chez ♀	Augmentation de la fréquence de recombinaison entre Sh et W_x chez ♂ p. 100 CO non affecté chez la ♀

FIG. 4. — *Effet des chromosomes B et du chromosome K10 sur les taux de recombinaison chez le Maïs.*

NEL, 1971

Tous les exemples qui viennent d'être mentionnés montrent que les possibilités d'affecter les taux de recombinaison sont multiples. Il n'est pas évident cependant que leur utilisation, qu'il s'agisse de la température ou des chromosomes B par exemple, soit d'un usage facile dans un programme de sélection. Le recours à la mutagenèse est donc à nouveau posé. Nous avons déjà vu que les cibles potentielles, pouvant entraîner des mutations telles que les taux de recombinaison soient augmentés d'une manière permanente, sont nombreuses, mais l'on sait par ailleurs que les traitements induisent fréquemment des anomalies chromosomiques (délétion, inversion, translocation). Il est donc nécessaire également d'évoquer leurs effets sur la recombinaison.

III. — Influence des événements induits par mutagenèse sur la recombinaison

A. — *Effets des anomalies chromosomiques induites par mutagenèse*

De très nombreux travaux ont montré que la mutagenèse pouvait certes induire des mutations ponctuelles mais qu'elle entraînait fréquemment des délétions (CORNU et DOMMERGUES, 1974).

Un exemple emprunté à *Petunia hybrida* (Cornu, 1977) montre qu'une délétion décelée cytologiquement peut modifier les fréquences de recombinaison sur le chromosome affecté.

Le Laboratoire dispose actuellement d'un grand nombre de gènes marqueurs, pour la pigmentation anthocyanique des fleurs, localisés sur les sept chromosomes du Pétunia (Dommergues et Cornu, 1974; Maizonnier, 1976). Un traitement mutagène, quelques heures après la fécondation, d'un zygote hybride, hétérozygote pour certains gènes marqueurs, permet donc dès la génération traitée de repérer

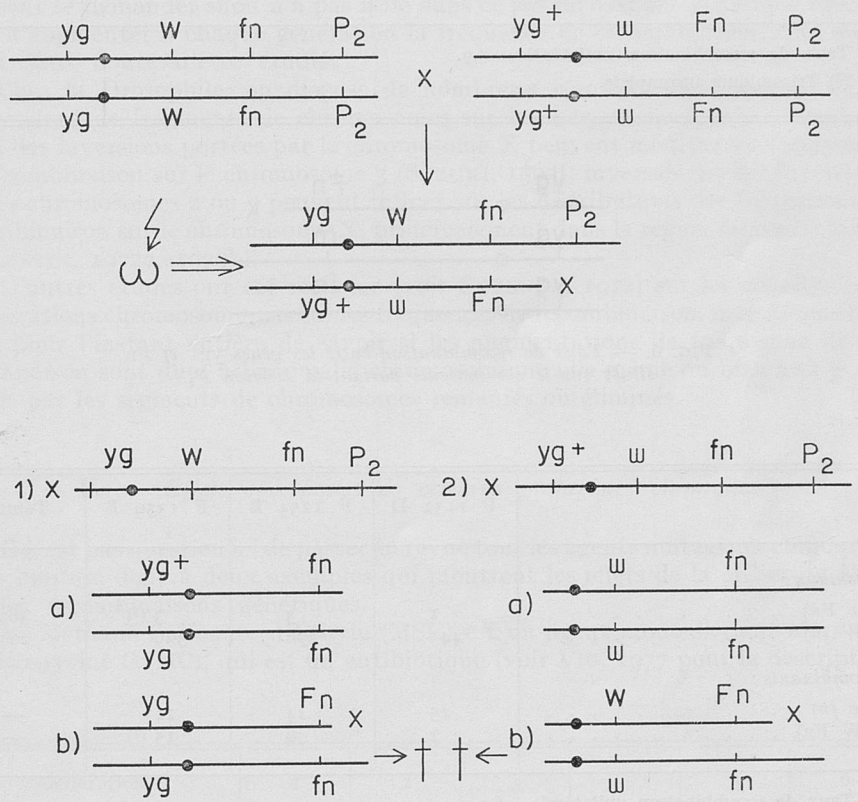


Fig. 5. — *Délétion du gène P_2 chez le Pétunia.*

l'effet de ce traitement sur les marqueurs. Ainsi, après un traitement aux rayons gamma, la perte de la fonction de *P2* a été observée et l'analyse cytologique devait révéler une délétion terminale englobant le locus *P2* (fig. 5). Les test-crosses réalisés avec deux lignées ayant les marqueurs appropriés ont permis d'évaluer les taux de recombinaison entre, d'une part les loci yg^+ et *Fn* et d'autre part les loci *W* et *Fn* (fig. 5), les trois marqueurs étant situés sur le chromosome portant le locus P_2. Les figures 6 et 7 indiquent, dans chaque cas respectivement, les nombres de types parentaux et recombinants observés dans les descendances de trois plantes portant la délétion, comparés à ceux d'une descendance témoin. On peut constater

	F 1132 D	F 1254 B	F 1350 B	Témoin
Parentaux :				
(*yg*$^+$ *Fn*)	2	1	4 (1)	307
(*yg fn*)	119	92	243	258
Recombinants :				
(*yg*$^+$ *fn*)	5	7	17	2
(*yg Fn*)	—	—	—	1

Taux de recombinaison unilatéral = 5,9.

(1) Trisomiques incomplets.

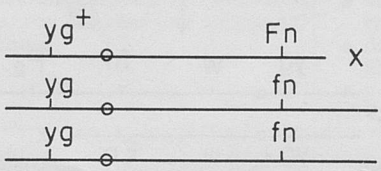


FIG. 6. — *Taux de recombinaison entre les gènes* yg$^+$ *et Fn situés sur le chromosome portant la délétion* P_2.

	F 1132 D	F 1254 B	F 1350 B	Témoin
Parentaux :				
(*w* Fn)	1	3	3 (1)	362
(*W fn*)	441	278	329	287
Recombinants :				
(*w fn*)	25	24	21	—
(W *Fn*)	7	0	15 (2)	—

Taux de recombinaison unilatéral = 6,1.

(1) Interprétés comme des recombinants entre *Fn* et la délétion.
(2) Trisomiques incomplets.

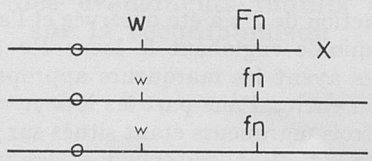


FIG. 7. — *Taux de recombinaison entre les gènes* W *et* Fn *situés sur le chromosome portant la délétion* P_2

que les taux de recombinaison dans les segments yg^+ — *Fn* et *W* — *Fn* sont respectivement de 5,9 p. 100 et de 6,1 p. 100, alors que dans les descendances témoins ils sont de 0,0 et 0,5. Il faut noter que ces taux correspondent à des taux de recombinaison unilatéraux, car on sait que chez le *Pétunia*, aucune délétion n'est, en règle générale, transmise par voie sexuée; les taux de recombinaison observés sont donc sous-estimés. On a constaté, dans cette expérience, que le chromosome portant la délétion pouvait être transmis à la descendance, mais uniquement à l'état de chromosome surnuméraire, pour former des trisomiques. La présence de la délétion entraîne donc un dérèglement de la méiose qui aboutit à une non-disjonction du chromosome portant cette délétion, à l'anaphase. On peut donc logiquement se demander si on n'a pas isolé dans ce cas un système génétique susceptible d'augmenter à chaque génération la fréquence de recombinaison; cela mériterait sans doute d'être étudié.

Chez la Drosophile, on dispose de nombreux résultats montrant les effets d'inversions de fragments de chromosomes sur les fréquences de recombinaison. Ainsi des inversions portées par le chromosome X peuvent modifier les fréquences de recombinaison sur le chromosome 3 (Suzuki, 1963); inversement des inversions sur les chromosomes 2 ou 3 peuvent influer sur les distributions des fréquences de recombinaison sur le chromosome X, principalement dans la région du centromères (Valentin, 1972a, 1972b).

D'autres études ont été réalisées (voir Sybenga, 1972) sur les conséquences d'aberrations chromosomiques sur les fréquences de recombinaison, mais la question reste pour l'instant entière de savoir si les augmentations de fréquences de recombinaison sont dues à l'anomalie chromosomique elle-même ou bien aux gènes portés par les segments de chromosomes remaniés ou éliminés.

B. — *Effets spécifiques de certains mutagènes chimiques*

Il n'est pas question ici de passer en revue tous les agents mutagènes chimiques, on se limitera donc à deux exemples qui montrent les effets de la MC et du MSE sur les recombinaisons génétiques.

Le Méthane Sulfonate d'Éthyle (MSE) est un agent monoalkylant alors que la Mitomycine C (MC), qui est un antibiotique (voir Vig, 1977 pour la description

Génération		1	2	3	4	5	6
Témoins	(X-Y (p. 100)). . .	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
	(Y-Y (p. 100)). . .	0,00	0,10	0,11	0,22	0,10	0,00
MC (C_3G/C_3G)	(X-Y (p. 100))	0,38	0,00	0,00	1,42	0,85	1,10
	(Y-Y (p. 100))	0,38	0,00	0,00	2,14	0,00	0,55
MSE	(X-Y (p. 100))	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
	(Y-Y (p. 100))	0,00	0,00	0,00	0,19	0,15	0,08

Fig. 8. — *Induction d' « interchanges » chez des femelles* Drosophila melanogaster.

Schewe, Suzuki, Erasmus, 1971

de ses propriétés) agit comme un agent alkylant mono- ou bifonctionnel. Sur la base des propriétés de ces deux agents, on peut donc prévoir (SCHEWE, SUZUKI et ERASMUS, 1971) que la MC pourra induire aussi bien des crossing-over que des « interchanges chromosomiques », alors que le MSE n'induira que des crossing-over; c'est effectivement ce qui a été observé chez la Drosophile (SCHEWE, SUZUKI, ERASMUS, 1971a, 1971b) : la MC induit, chez des femelles, des interchanges chromosomiques entre *X* et *Y* et entre *Y* et *Y*, même lorsque le gène C_3G, qui empêche les appariements chromosomiques en méiose, est présent à l'état homozygote dans le génome alors que le MSE n'en induit pas (fig. 8); par contre, l'un et l'autre induisent des crossing-over.

Sur la base de ces expériences, ainsi que de nombreuses autres (VIG, 1977), il semble que la MC soit un agent chimique particulièrement favorable pour l'induction de recombinaison entre homologues aussi bien qu'entre homéologues. Son utilisation chez les végétaux supérieurs devrait donc faire l'objet d'études plus approfondies pour mieux apprécier son efficacité.

IV. — Mutations de polymérase, gènes mutateurs, gènes sauteurs

Sans entrer dans le détail, on peut mentionner ici l'existence de différentes formes d'instabilité génétique qui ont été décrites, et poser la question de leur rôle éventuel sur la recombinaison.

A. — *Mutation de DNA-polymérase*

Chez *Escherichia coli* de nombreuses mutations de DNA-polymérase ont été obtenues et il a été observé que de telles mutations pouvaient induire avec une fréquence élevée de nouveaux événements génétiques.

Par exemple, une mutation de la DNA-polymérase I augmente par un facteur de 10 à 20 la fréquence de délétions du locus *ton B-trp* (fig. 9) (COUKELL et YANOFSKY, 1970). Compte tenu des remarques faites précédemment (III*a*) on peut se demander si l'existence de délétions induites par une DNA polymérase défectueuse ne sont pas susceptibles de modifier les taux de recombinaison dans le génome.

	Délétion *t*1B-*trp* ($\times 10^7$)
P 3478 pol A_1	10,6
PR 3478 pol^+	0,51
P 112 pol^{-3}.	9,8
PR 112 pol^+	1,2

FIG. 9. — *Mutation de polymérase I chez* E. Coli

COUKELL et YANOFSKY, 1970.

B. — *Gènes mutateurs*

Une classe particulière de gènes est constituée par des gènes dont l'action conduit à une augmentation du taux de mutations spontanées.

Chez *Escherichia coli*, 6 gènes de ce type ont été décrits (Cox, 1976), tous étant localisés près de gènes qui interviennent dans la duplication et la réparation du DNA. Chacun de ces gènes a une action spécifique sur certains loci; à titre d'exemple, le gène *mut T* induit spécifiquement des transversions unidirectionnelles A:T → C:G au locus *trpA* (Yanofsky, Cox et Horn, 1966).

Quel peut être l'intérêt de tels gènes sur les processus de recombinaison? On ne dispose actuellement d'aucune indication en ce sens, mais on peut imaginer, à partir des travaux sur *Asbololus immersus* qu'ils puissent avoir une influence.

Des travaux ont en effet montré (Leblon, 1972a-1972b; Leblon et Rossignol, 1973; Rizet, Rossignol et Lefort, 1969; Lissouba, Mousseau, Rizet et Rossignol, 1962) que la fréquence de conversion en un locus est fonction 1) de la localisation d'une mutation à l'intérieur du gène, 2) de la nature chimique de l'altération et 3) de la séquence de base au site. Donc si l'on revient aux gènes mutateurs qui induisent des erreurs durant la replication du DNA, on peut imaginer que celles-ci puissent alors augmenter la probabilité de conversion entre hétéroallèles et pourquoi pas entre gènes situés sur des chromosomes différents : cette dernière possibilité a déjà été suggérée chez le Tabac (Dulieu, 1974, 1975).

C. — *Gènes sauteurs*

On s'est rendu compte que différents événements liés à des phénomènes inattendus de recombinaison, chez *Escherichia coli*, étaient liés à l'activité d'éléments génétiques nommés collectivement « *fragments d'insertion* » dans le DNA. Ces fragments recouvrent les éléments génétiques tels que les épisomes et les bactériophages tempérés qui ont la possibilité de pouvoir s'intégrer au génome ou en être excisé; on s'est aperçu de plus que ces éléments mettaient en jeu des fonctions enzymatiques spécifiques agissant sur des séquences particulières de ces fragments d'insertion.

a) Le *phage Lambda* constitue l'exemple le mieux connu actuellement, celui-ci peut s'intégrer dans le chromosome bactérien en des endroits spécifiques et les résultats d'un récent travail nous permettent maintenant de connaître les séquences spécifiques de reconnaissance entre le phage et le DNA bactérien (Landy et Ross, 1977); par un processus inverse, le phage peut être excisé, mais il peut arriver au cours de ce processus qu'un fragment de DNA bactérien soit également « emporté » (fig. 10).

b) Plus tard, on a observé que tous les fragments d'insertion ne sont pas des bactériophages; ainsi a-t-on mis en évidence des séquences de DNA de 800 à 2 000 paires de bases de longueur qui peuvent s'intégrer en différents sites du DNA bactérien (Starlinger et Saedler, 1976). Ces séquences ont été appelées *Séquences d'Insertion* ou en anglais « *Inserted Sequences* » (IS). On en a identifié trois types mais toutes sont susceptibles de provoquer des mutations du fait de leur insertion dans un opéron (fig. 11) ou de leur excision. Il s'est révélé de plus que ces IS jouaient un rôle déterminant dans l'intégration ou l'excision de plasmides. C'est en effet la présence de séquences d'insertion, de part et d'autre d'un gène pour la résistance

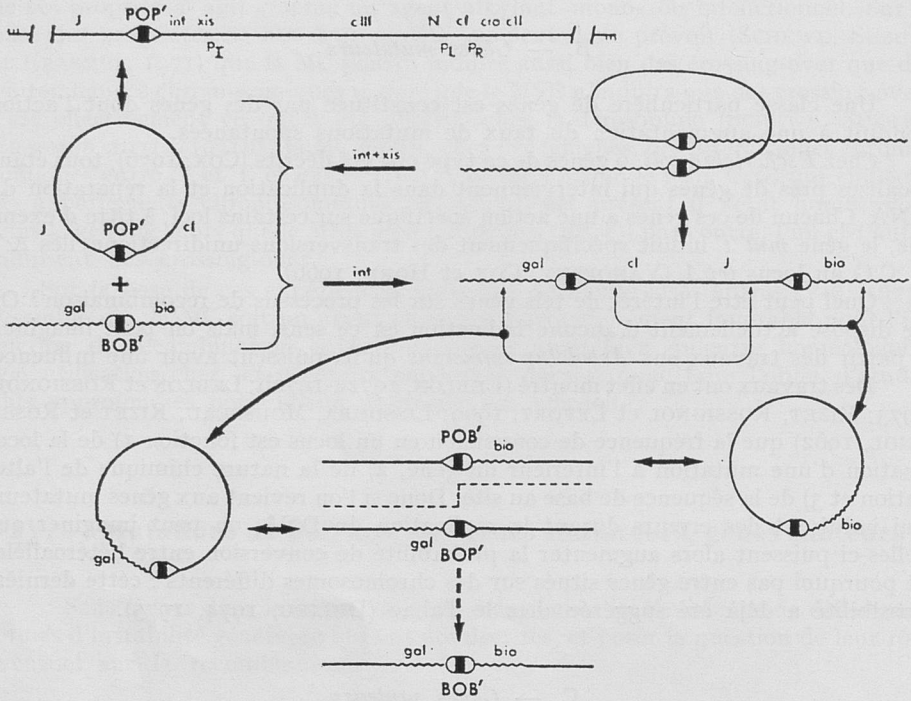


FIG. 10. — *Transduction par le phage* λ

LANDY et ROSS, 1977

à un antibiotique, qui a permis d'expliquer la transposition observée de ce caractère en différents sites du génome bactérien, d'où l'expression de « *gènes sauteurs* ».

c) Un autre exemple, également bien décrit est celui du phage *Mu* (BUKHARI, 1976); celui-ci, contrairement au phage Lambda semble pouvoir s'intégrer en n'importe quel site du génome. Mais la propriété peut-être la plus remarquable de ce bactériophage est de pouvoir catalyser l'intégration dans un plasmide de n'importe quelle partie du DNA chromosomique d'*Escherichia coli* (FAELEN, TOUSSAINT, 1976). Ce qui revient à dire que le bactériophage *Mu* est capable de transformer n'importe quelle séquence d'information bactérienne en élément transposable.

Ces exemples font donc apparaître un aspect nouveau dans ce que l'on avait l'habitude d'envisager derrière le terme de recombinaison génétique; il est clair en effet que bactériophages et séquences d'insertion sont susceptibles de créer de la variabilité génétique, d'une part parce qu'il y a réarrangement de l'information et d'autre part parce que des effets de positions peuvent conduire à un mode de régulation différent des gènes transposés.

De tels phénomènes existent-ils chez les végétaux supérieurs? Non seulement il est probable que l'on puisse répondre par l'affirmative, mais encore et paradoxalement, c'est à la suite de travaux réalisés sur le Maïs qu'a été émise pour la première fois l'hypothèse de fragments d'insertion (Mc CLINTOCK, 1956). Ces fragments, qui ont été appelés *éléments de contrôle*, possèdent d'après l'hypothèse, deux fonctions l'une de contrôle et l'autre de mutation. Or celles-ci correspondent précisément à

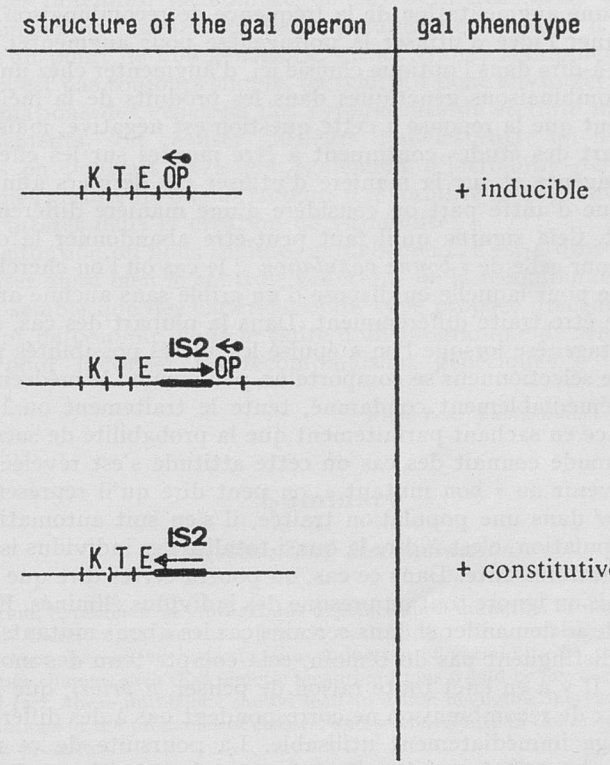


FIG. 11. — « *Insertion séquence* » *dans l'operon* gal.
NEVERS, SAEDLER, 1977

celles qui ont été décrites avec précision dans le cas des bactériophages et des séquences d'insertion. Depuis ces travaux sur le Maïs, qui, il faut le souligner, ont été réalisés avant ceux de JACOB et MONOD sur le mode de régulation de l'opéron lactose chez *Escherichia coli*, de nombreux autres exemples d'instabilité ont été observés, aussi bien chez les végétaux que chez les animaux (DESHAYES et DULIEU, 1972). Aucune démonstration de la validité de l'hypothèse d'Élément de Contrôle n'a jusqu'à présent été fournie; mais sur la base de la connaissance des faits évoqués précédemment, une interprétation globale des phénomènes d'instabilité a été proposée (NEVERS et SAEDLER, 1977).

Il n'est donc pas déraisonnable de penser que l'existence de ces fragments d'insertion joue dans tous les organismes, un rôle non négligeable dans la création de variabilité génétique; par conséquent, on peut aussi penser qu'ils peuvent avoir joué un rôle considérable dans l'évolution.

Conclusion

La conclusion de cet exposé apparaît clairement : dans l'état actuel de nos connaissances, on ne peut contrôler les effets de la mutagenèse et *a fortiori* on ne peut aujourd'hui envisager sérieusement d'utiliser la mutagenèse pour induire

spécifiquement une augmentation de la fréquence de recombinaison. Faut-il pour autant abandonner l'idée d'utiliser la mutagenèse pour augmenter la variabilité génétique, c'est-à-dire dans l'optique choisie ici, d'augmenter chez un hétérozygote le nombre de combinaisons génétiques dans les produits de la méiose?

Il est évident que la réponse a cette question est négative, mais cela suppose 1) que d'une part des études continuent à être menées sur les effets génétiques des agents mutagènes et sur la manière d'utiliser ces derniers afin d'orienter le résultat et 2) que d'autre part on considère d'une manière différente le produit d'un traitement. Cela signifie qu'il faut peut-être abandonner la conception de « *bon mutant* » pour celle de « *bonne population* »; le cas où l'on cherche *une* combinaison génétique pour laquelle on dispose d'un crible sans aucune ambiguïté pouvant sans doute être traité différemment. Dans la plupart des cas, en effet, on a recours à la mutagenèse lorsque l'on a épuisé les autres possibilités pour résoudre un problème. Le sélectionneur se comporte un peu comme le médecin qui, devant un malade inrrémédiablement condamné, tente le traitement ou l'opération de la dernière chance en sachant parfaitement que la probabilité de succès est faible; certes tout le monde connaît des cas où cette attitude s'est révélée efficace.

Pour en revenir au « bon mutant », on peut dire qu'il représente l'individu que l'on a *repéré* dans une population traitée, il s'en suit automatiquement que le reste de la population, c'est-à-dire la quasi-totalité des individus issus du traitement, devient inintéressante. Dans ce cas, on pourra certes dire que le traitement a été « bon », mais on ignore tout ou presque des individus éliminés. En particulier, on est en droit de se demander si dans certains cas les « bons mutants » ne sont pas ceux qui ne se distinguent pas du témoin, cela compte tenu des moyens d'observations utilisés. Il y a en effet toute raison de penser, *a priori*, que les mutations affectant les taux de recombinaison ne correspondent pas à des différences visibles ni à un avantage immédiatement utilisable. La poursuite de ce raisonnement conduit logiquement à se demander si ce n'est pas dans les descendances des croisements, en tous sens, entre ces individus « inodores » (par rapport au témoin) que se trouveront les combinaisons génétiques favorables. On pourra donc dans cette hypothèse parler de « bonne population » par opposition au « bon mutant », en ce sens que l'on aura pris en compte l'ensemble de la population des individus issus du traitement sans *a priori* en privilégier un plutôt qu'un autre.

Aucun travail de mutagenèse n'a, à ma connaissance, été publié sur la base d'une telle conception. Pourtant des expériences sont possibles comme le montrent les deux exemples suivants :

1) Les croisements Blé × Seigle ont, schématiquement, pour objet d'associer les caractères de rendement du Blé et de rusticité du Seigle. Mais on sait que si l'on ne prend pas les précautions nécessaires, les descendances de tels hybrides évoluent plus ou moins rapidement soit vers la forme Blé, soit vers la forme Seigle.

Il serait donc intéressant de réaliser deux types d'hybrides Blé × Seigle, l'un entre deux parents « sauvages » considéré comme témoin et l'autre entre un seigle et un blé portant la mutation *ph*. Après retour, par exemple, à la forme Blé, il s'agirait de comparer dans les deux cas le nombre de caractères qui ont été prélevés, par recombinaison, chez le Seigle.

2) Une autre expérience pourrait consister à traiter un lot de graines qui présenteraient une certaine variabilité génétique, au moins pour certains marqueurs situés sur un ou deux chromosomes. La population de plantes issues du traitement serait laissée en panmixie pendant quelques générations, après quoi l'observation consisterait à caractériser, pour les gènes marqueurs, les combinai-

sons génétiques obtenues. Le nombre de ces dernières serait comparé à celui obtenu dans une expérience témoin menée parallèlement à partir d'un lot de graines identiques, d'un point de vue génétique, au lot traité. Manipuler une population en panmixie n'est pas toujours simple, on pourrait donc envisager soit d'introduire dans les populations des gènes ou des cytoplasmes de stérilité mâle pour obliger les intercroisements, soit réaliser plusieurs diallèles entre un nombre limité de plantes. Mais on pourrait envisager également d'introduire dans la population traitée des gènes mutateurs ou des facteurs d'instabilité (gènes sauteurs) de manière à tester leur intérêt dans la création de variabilité.

Dans la situation où nous sommes actuellement, c'est-à-dire dans l'impossibilité de maîtriser aussi bien le contrôle génétique de la recombinaison que la mutagenèse, il me semble que des expériences du type proposé précédemment sont nécessaires avant de pouvoir, dans le cadre d'un programme de sélection, utiliser la mutagenèse pour favoriser les recombinaisons génétiques.

Reçu pour publication en janvier 1978.

Summary

Mutagenesis and Recombination

By definition, experimental mutagenesis depends upon induction of mutations in the hereditary material; therefore, it increases genetic variability. The problem raised here consists of knowing whether, beyond an instantaneous induction of variability by the treatment, mutagenesis can induce changes such that meiotic recombinations would be favored at each generation. As a matter of fact, these mutations should lead to a non-negligible increase in the number of genetic combinations in the progenies of crosses, and so contribute to the increase in the efficiency of the selection processes.

In a literature review, an attempt is made to give a broad outline of the present knowledge on the genetic control of recombination. In Eukaryotes, numerous works, carried out mainly on fungi, have shown the diversity of the genetic factors controlling recombination frequency. The example of *Neurospora crassa*, which is the best known from that point of view, shows the complexity of recombination mechanisms.

In higher plants, almost nothing is known about this control; we know at most that it is polygenic and that some factors such as temperature, chromosome structure or the presence of supernumerary chromosomes are liable to influence recombination frequency.

This, in addition to the fact that we do not know yet how to control the effects of mutagenesis, explains why its use cannot be seriously envisaged in order to increase recombination frequency.

However, some chemicals as mytomycine C seem to act specifically on recombination; this would justify that the studies undertaken be reinforced in order to better assess the efficiency of these chemicals. Moreover, some experiments show that chromosome aberrations (deletions, inversions), induced by a mutagenic treatment, increase recombination rates either on the injured chromosome or even on other chromosomes of the complement.

A reflection is proposed on the existence of particular genetic systems, on mutator genes and inserted sequences which seem to play an important role in inducing genetic variability.

Finally, suggestions are made for testing the efficiency of mutagenesis in higher plants in increasing genetic variability through meiotic recombination.

Références bibliographiques

ANGEL T., AUSTIN B. et CATCHESIDE D. G., 1970. Regulation of recombination at the *his 3* locus in *Neurospora crassa*. *Austral. J. biol. Sci.*, **23**, 1229-1240.

BRIDGES C. B., 1915. A linkage variation in Drosophila. *J. exptl. Zool.*, **19**, 1-21.

BUKHARI A. I., 1976. Bacteriophage *Mu* as a transposition element. *Annu. Rev. Genet.*, **10**, 389-412.

CATCHESIDE D. G., 1966. A second gene controlling allelic recombination in *Neurospora crassa*. *Austral. J. biol. Sci.*, **19**, 1039-1046.

CATCHESIDE D. G., 1974a. Fungal genetics. *Annu. Rev. Genet.*, **8**, 279-300.

CATCHESIDE D. G., 1974b. A Histidine-3 mutants in *Neurospora crassa* due to an interchange. *Austral. J. biol. Sci.*, **27**, 219-229.

CATCHESIDE D. G., 1975. Occurrence in wild strains of *Neurospora crassa* of genes controlling genetic recombination. *Austral. J. biol. Sci.*, **28**, 213-225.

CHANG L. T. et TUVESON R. W., 1967. Ultraviolet- sensitive mutants in *Neurospora crassa*. *Genetics*, **56**, 801-810.

CHINNICI J. P., 1971a. Modification of recombination frequency in Drosophila. I. Selection for increased and decreased crossing over. *Genetics*, **69**, 71-83.

CHINNICI J. P., 1971b. Modification of recombination frequency in Drosophila. II. The polygenic control of crossing over. *Genetics*, **69**, 85-96.

CLARK A. J. et MARGULIS A. D., 1965. Isolation and characterisation of recombination deficient mutants of *E. coli* K12. *Proc. Natl. Acad. Sci., U.S.A.*, **53**, 451-459.

CORNU A. et DOMMERGUES P., 1974. Analyses génétiques des modifications induites aux locus liés A-R du Petunia. in *Polyploidy and Induced mutations in plant breeding* F.A.O., I.R.E.A., EUCARPIA, Bari 2-10 oct. 1972, *A.I.E.A., PL-503/11*, 63-73.

CORNU A., 1977. (Communication personnelle).

COUKELL M. B. et YANOFSKY C., 1970. Increased frequency of deletion in DNA polymerase mutants of *Escherichia coli*. *Nature*, **228**, 633-635.

COX E. L., 1976. Bacterial mutator genes and the control of spontaneous mutation. *Annu. Rev. Genet.*, **10**, 135-156.

DESHAYES A. et DULIEU H., 1972. Phénomènes d'instabilité génétique chez les plantes. *Soc. Fr. Génét. Strasbourg*.

DOMMERGUES P. et CORNU A., 1974. Efficacité des traitements mutagènes sur gamètes et sur zygotes. in *Polyploidy and induced mutations in plant breeding*, F.A.O., I.A.E.A., EUCARPIA, Bari 2-10 oct. 1972, *A.I.E.A., PL/503/17*, 115-126.

DULIEU H., 1974. Somatic variations on a yellow mutant in *Nicotiana tabacum* L. ($a_1^+/a_1 a_2^+/a_2$) I. Non-reciprocal genetic events occurring in leaf cells. *Mutat. Res.*, **25**, 289-304.

DULIEU H., 1975. Somatic variations on a yellow mutant in *Nicotiana tabacum* L. ($a_1^+/a_1 a_2^+/a_2$) II. Reciprocal genetic events occurring in leaf cells. *Mutat. Res.*, **28**, 69-77.

FAELEN M. et TOUSSAINT A., 1976. Bacteriophage Mu-1: a tool to transpose and to localize bacterial genes. *J. molec. Biol.*, **104**, 525-539.

FORTUIN J. J. H., 1971a. Another two genes controlling mitotic intragenic recombination and recovery from UV damage in *Aspergillus nidulans*. I. UV sensitivity, complementation and location of six mutants. *Mutat. Res.*, **11**, 149-162.

FORTUIN J. J. H., 1971b. Another two genes controlling mitotic intragenic recombination and recovery from UV damage in *Aspergillus nidulans* II. Recombination behaviour and X-ray sensitivity of *uvs D* and *uvs E* mutants. *Mutat. Res.*, **11**, 265-277.

GALE M. D. et REES H., 1970. Genes controlling chiasma frequency in *Hordeum*. *Heredity*, **25**, 393-410.

GOWEN J. W., 1933. Meiosis as a genetic character in *Drosophila melanogaster*. *J. exptl. Zool.*, **65**, 83-106.

GRIFFITHS A. J. F., 1968. Heterokaryotic transmission of factors affecting recombination in *Neurospora crassa*. *Can. J. Genet. Cytol.*, **10**, 248-252.

HOLLIDAY R., 1967. Altered recombination frequencies in radiation sensitive strains of *Ustilago*. *Mutat. Res.*, **4**, 275-288.

JANSEN G. J. O., 1970a. Survival of *uvs B* and *uvs C* mutants of *Aspergillus nidulans* after UV-irradiation. *Mutat. Res.*, **10**, 21-32.

JANSEN G. J. O., 1970b. Abnormal frequencies of spontaneous mitotic recombination in *uvs B* and *uvs C* mutants of *Aspergillus nidulans*. *Mutat. Res.*, **10**, 33-41.

JESSOP A. et CATCHESIDE D. G., 1965. Interallelic recombination at the *his 1* locus in *Neurospora crassa* and its genetic control. *Heredity*, **20**, 237-256.

KIDWELL M. G., 1972. Genetic changes of recombination value in *Drosophila melanogaster*. I. Artificial selection for high and low recombination and some properties of recombination — modifying genes. *Genetics*, **70**, 419-432.

LANDNER L. et RYMAN N., 1974. Genetic control of recombination in *Neurospora crassa*. II. Polygenic and maternal control in two proximal chromosome regions — a quantitative analysis. *Hereditas*, **78**, 169-184.

LANDY A. et ROSS W., 1977. Viral integration and excision: Structure and the Lambda *att* sites. *Science*, **197**, 1147-1160.

LEBLON G., 1972a. Mechanism of gene conversion in *Ascobolus immersus*. I. Existence of a correlation between the origin of mutants induced by differents mutagens and their conversion spectrum. *Mol. gen. Genet.*, **115**, 36-48.

LEBLON G., 1972b. Mechanism of gene conversion in *Ascobolus immersus*. II. The relationship between the genetic alteration in b_1 or b_2 mutants and their conversion spectrum. *Mol. gen. Genet.*, **116**, 322-335.

LEBLON G. et ROSSIGNOL J. L., 1973. Mechanism of gene conversion in *Ascobolus immersus*. III. The interaction of heteroalleles in the conversion process. *Mol. gen. Genet.*, **122**, 165-182.

LE CLER G., 1946. Occurrence of mitotic crossing over without meiotic crossing. *Science*, **103**, 553-554.

LISSOUBA P., MOUSSEAU J., RIZET G. et ROSSIGNOL J. L., 1962. Fine structure of genes in *Ascobolus immersus*. *Adv. Genet.*, **11**, 343-380.

LU B. C., 1974. Genetic recombination in *Coprinus*. IV. A kinetic study of the temperature effect on recombination frequency. *Genetic*, **78**, 661-677.

MCCLINTOCK B., 1956. Controlling elements and the gene. *Cold Spring Harbor Symp. quant. Biol.*, **21**, 197-216.

MAIZONNIER D., 1976. Étude cytogénétique de variations chromosomiques naturelles ou induites chez *Petunia hybrida* Hort. *Thèse Faculté des Sciences, Dijon*, 111 p.

MUNTZING A., 1974. Accessory chromosomes. *Annu. Rev. Genet.*, **8**, 243-266.

NEL P. N., 1971. Studies on the genetic control of recombination in *Zea mays*. *Ph. D. Indiana University*, *n°* *71-21*, 290 p.

NEVERS P. et SAEDLER H., 1977. Transposable genetic elements as agents of gene instability and chromosomal rearrangements. *Nature*, **268**, 109-115.

PANDEY K. K., 1972. Origin of genetic variation: Regulation of genetic recombination in the higher organisms — a theory. *Theor. appl. Genet.*, **42**, 250-261.

PLOUGH H. H., 1917. The effect of temperature on crossing over in *Drosophila*. *J. exptl. Zool.*, **24**, 147-209.

RHOADES M. M., 1955. The cytogenetics of maize. In *Corn and corn improvement*, G. F. Sprague (Ed.). *Acad. Press, New York*, 197-201.

RILEY R., 1972. *Plant Breeding Institute, Annual Report, Cambridge, England*, p. 120.

RIZET G., ROSSIGNOL J. L. et LE FORT C., 1969. Sur la variété et la spécificité des spectres d'anomalies de ségrégation chez *Ascobolus immersus*. *C. R. Acad. Sci., Paris*, **269**, 1427-1430.

SANDLER L. et LINDSLEY D. L., 1974. Some observations on the study of the genetic control of meiosis in *Drosophila melanogaster*. *Genetics*, **78**, 289-297.

SCHEWE M. J., SUZUKI D. T. et ERASMUS U., 1971a. The genetic effects of mytomycin C in *Drosophila melanogaster*. I. Induced mutations and X-Y chromosomal interchanges. *Mutat. Res.*, **12**, 255-267.

SCHEWE M. J., SUZUKI D. T. et ERASMUS U., 1971b. The genetic effects of mytomycin C in *Drosophila melanogaster*. II. Induced meiotic recombination. *Mutat. Res.*, **12**, 269-279.

SIMCHEN G. et STAMBERG J., 1969. Fine and coarse controls of genetic recombination. *Nature*, **222**, 329-332.

SIMONET J. M. et ZICKLER D. L., 1972. Mutation affecting meiosis in *Podospora anserina*. I. Cytological studies. *Chromosoma*, **37**, 327-351.

SMITH B. R., 1966. Genetic controls of recombination. I. The recombination-2 gene of *Neurospora crassa*. *Heredity*, **21**, 481-498.

SMITH D. A., 1975. A mutant affecting meiosis in *Neurospora*. *Genetics*, **80**, 125-133.

STARLINGER P. et SAEDLER H., 1976. IS-Elements in microorganisms. *Curr. Top. Microbiol. Imm.*, **75**, 111-152.

SUZUKI D. T., 1963. Interchromosomal effects on crossing over in *Drosophila melanogaster*. II. A reexamination of X chromosome inversion effects. *Genetics*, **48**, 1605-1617.

SYBENGA J., 1972. *General Cytogenetics*, North Holland Publishing Company, Amsterdam, London, 359 p.

UNRAU P. et HOLLIDAY R., 1970. A search for temperature — sensitive mutants of *Ustilago maydis* blocked in DNA synthesis. *Genet. Res.*, **15**, 157-169.

UNRAU P. et HOLLIDAY R., 1972. Recombination during blocked chromosome replication in temperature — sensitive strains of *Ustilago maydis*. *Genet. Res.*, **19**, 145-155.

VALENTIN J., 1972a. Interchromosomal effects of autosomal inversion in *Drosophila melanogaster*. *Hereditas*, **72**, 243-254.

VALENTIN J., 1972b. The effect of the Curly inversions on meiosis in *Drosophila melanogaster*. III. Interchromosomal effect of homozygous inversions. *Hereditas*, **72**, 255-260.

VIG B. K., 1977. Genetic toxicology of mytomycin C, actinomycins, daunomycin and adriamycin. *Mutat. Res.*, **39**, 189-238.

WALL A. M., RILEY R. et CHAPMAN V., 1971a. Wheat mutants permitting homeologous meiotic chromosome pairing. *Genet. Res.*, **18**, 311-328.

WALL A. M., RILEY R. et GALE M. D., 1971b. The position of a locus on chromosome 5B of *Triticum aestivum* affecting homeologous meiotic pairing. *Genet. Res.*, **18**, 329-339.

YANOFSKY C., COX E. C. et HORN V. D., 1966. The unusual mutagenic specificity of an *E. Coli* mutator gene. *Proc. Natl. Acad. Sci., U.S.A.*, **55**, 274-281.

Ann. Amélior. Plantes, 1978, **28** (2), 251-255.

Méthode de dénombrement chromosomique dans le genre *Vitis*

A. BOUQUET

Station de recherches de Viticulture
Centre de recherches de Bordeaux, I.N.R.A.,
33140 Pont-de-la-Maye

Résumé

Chez la Vigne, l'examen des chromosomes est difficile. En effet, ceux-ci sont nombreux, de petite taille et le cytoplasme est particulièrement dense. La méthode mise au point pour les arbres fruitiers à noyau (Salesses, 1967) donne de bons résultats et convient parfaitement pour les dénombrements chromosomiques en mitoses.

I. — Introduction

L'observation des chromosomes de Vigne est malaisée. Le nombre élevé ($2n = 38$ pour *Vitis vinifera L.* et les autres espèces de la section *Vitis*, $2n = 40$ pour *Vitis rotundifolia* Michx et les espèces de la section *Muscadinia*) et la petite taille de ceux-ci rendent difficiles des dénombrements précis. De plus, la densité du cytoplasme gêne la dispersion des chromosomes dans les cellules lors des écrasements et diminue le contraste des préparations.

Les techniques classiques d'observation sur coupes après inclusion reposent soit sur des colorations au Violet de Gentiane après fixation au CRAF (Shetty, 1959) ou au liquide de Karpechenko (Olmo, 1937), soit sur des colorations au réactif de Schiff après fixation au liquide de Navaschine (Lavie, 1970). Les colorations à l'hématoxyline sont jugées peu satisfaisantes (Husfeld, 1932). Ces techniques sont de toutes façons trop longues pour être appliquées à de grands échantillons.

Les techniques d'observation après écrasement reposent essentiellement sur des colorations au carmin acétique, mais également à l'orcéine acétique (Raj et Seethaiah, 1969) et au carmin propionique (Randhawa et Iyer, 1960) après fixation aux liquides de Carnoy, avec ou sans chloroforme. La fixation peut être

précédée d'un pré-traitement au paradichlorobenzène (JELENKOVIC et OLMO, 1965; RAJ et SEETHAIAH, 1969) ou à l'oxyquinoléine (NESBITT, 1962).

Nous avons essayé d'appliquer à la Vigne la technique mise au point sur les espèces fruitières du genre *Prunus* (SALESSES, 1967) et généralisée aux espèces des genres *Malus* et *Pyrus* (LESPINASSE et SALESSES, 1973).

II. — La méthode

Les observations et dénombrements sont effectués sur les cellules des méristèmes primaires de racines prélevées sur des boutures ou des plants de semis, peu de temps après exposition de ceux-ci à la lumière (taux de mitoses maximal).

A. — *Préfixation*

Dès le prélèvement, les racines sont rapidement rincées et plongées dans une solution saturée d'α-monobromonaphtalène où elles demeurent pendant 3 heures à la température de + 5 °C. La contraction des chromosomes est alors maximale et la désorganisation du fuseau permet une bonne dispersion des chromosomes au moment de l'écrasement, ce qui facilite les dénombrements. De plus, le préfixateur a un effet clarifiant sur le cytoplasme, qui accentue le contraste des préparations.

Une préfixation dans une solution saturée de paradichlorobenzène donne également d'excellents résultats, mais la durée du traitement ne doit pas être inférieure à 5 heures.

B. — *Fixation*

Après lavage prolongé dans l'eau courante et rinçage à l'eau distillée, les racines sont plongées dans l'alcool acétique 3:1 où elles demeurent pendant 24 h à la température de + 5 °C.

C. — *Coloration*

Après un double rinçage à l'alcool à 70° (et conservation éventuelle dans ce liquide), les racines sont abondamment lavées à l'eau courante, puis rincées soigneusement à l'eau distillée. Elles subissent alors une hydrolyse par l'acide chlorhydrique 5 N à température ambiante pendant 20 mn. La coloration proprement dite a lieu dans le réactif de SCHIFF pendant 5 h, à la température ambiante et à l'obscurité.

D. — *Macération*

Au cours des écrasements, un bon étalement des tissus en couche monocellulaire ne peut être obtenu que si ceux-ci ont subi une macération enzymatique. A cet effet, les racines sont placées après coloration dans des tubes contenant une solution de pectinase à 1 p. 100 (pectinase 41 de ROHM et HAAS : mélange de pectinemethylesterase et de polygalacturonase), en milieu acide (pH 3 à 4). Les tubes

sont laissés à la température ambiante pendant 2 h environ, puis stockés au réfrigérateur jusqu'au moment des observations. Les racines peuvent être ainsi conservées une journée. Une macération enzymatique trop prolongée est à déconseiller car les tissus sont alors très fragiles : les cellules ont tendance à éclater au cours des écrasements, ce qui aboutit souvent à une perte de chromosomes et à des dénombrements erronés.

La technique mise au point par DUMAS DE VAULX (1970) sur le Melon, et qui consiste à effectuer une pré-macération dans la pectinase avant coloration, de façon à accentuer celle-ci, n'a donné chez la Vigne que de très mauvais résultats.

Les écrasements ont lieu dans le carmin acétique préparé selon BELLING, ce qui a l'avantage d'accentuer la coloration des chromosomes.

III. — Conclusion

La technique proposée par SALESSES (1967) semble adaptée à l'observation des chromosomes chez un grand nombre d'espèces fruitières ligneuses, dont la Vigne, moyennant quelques modifications de détail. Elle nous a permis d'effectuer des dénombrements suffisamment précis pour être utilisés de façon courante dans

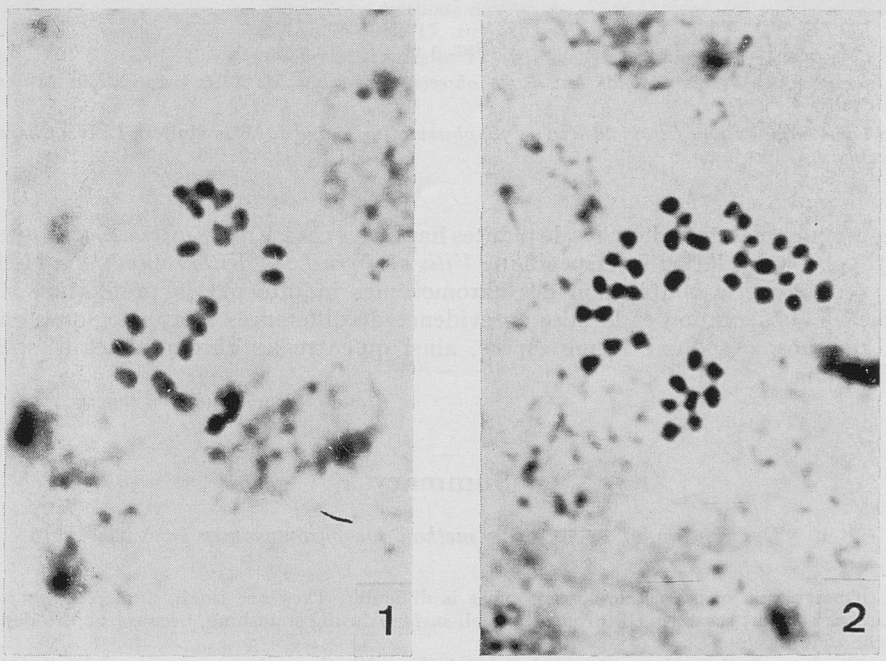
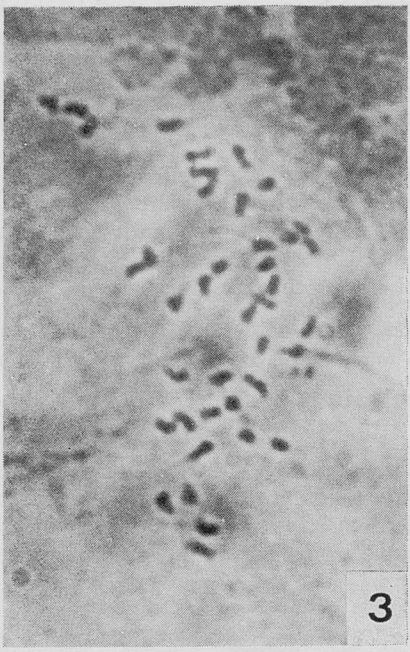


FIG. 1 et 2

1. *Plaque métaphasique haploïde* (n = 19) *observée dans une plantule sub-léthale issue d'une graine polyembryonnée de* Vitis vinifera L. *cv* « *Merlot* » (BOUQUET, 1978) (× 5000).
2. *Plaque métaphasique diploïde* (2n = 38) *observée sur racine de* Vitis vinifera L. *cv* « *Merlot* ». (× 5000).



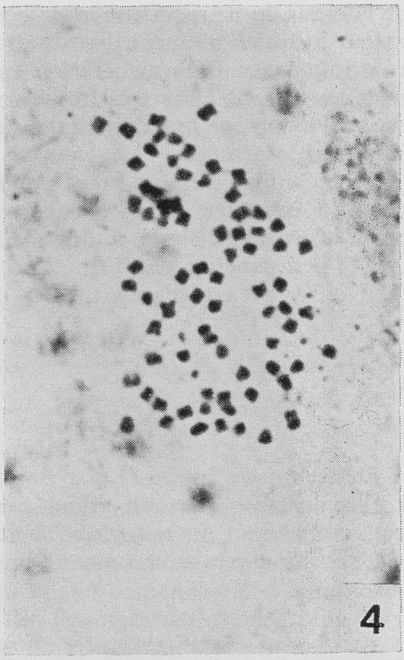


FIG. 3 et 4

3. *Plaque métaphasique diploïde* (2n = 40) *observée sur racine de* Vitis rotundifolia *Michx cv « Yuga »* (× 3500).
4. *Plaque métaphasique tétraploïde* (2n = 76) *observée sur racine de* Vitis vinifera L. *cv « Chasselas coulard »*. (× 3000).

nos programmes de recherches de plantes haploïdes chez *Vitis vinifera L.* (BOUQUET, 1978) et d'hybridation interspécifique *Vitis vinifera L.* × *Vitis rotundifolia* Michx.

Toutefois, la contraction des chromosomes induite par la préfixation rend difficiles l'observation et la mise en évidence de différences morphologiques entre les chromosomes d'une même espèce, ainsi qu'entre les chromosomes d'espèces différentes.

Reçu pour publication en janvier 1978.

Summary

Description of a counting method for chromosomes in Vitis

Observation of grapevine chromosomes is difficult. They are small, numerous (2*n* = 38 or 40) and do not scatter well through the cell surface during squashing, because of the density of the cytoplasm.

Good results have been obtained on root tips with the technique proposed by SALESSES (1967) for *Prunus* species. The main steps are: Pre-treatment in saturated solution of α-monobromonaphtalene, fixation in acetic-ethanol 1:3, staining by SCHIFF reagent after hydrolysis in 5 N HCl, softening the tissue by soaking in pectinase solution, and squashing in a drop of aceto-carmine.

The technique is suitable for accurate countings but not for investigating morphological differences between chromosomes.

Références bibliographiques

BOUQUET A., 1978. La Polyembryonie spontanée chez *Vitis vinifera L.* : Intérêt pour la génétique et l'amélioration de la Vigne. Comm. 2e *Symposium International sur l'Amélioration de la Vigne.* Bordeaux, juin 1977. I.N.R.A. (sous presse).

DUMAS DE VAULX R., 1970. Mise au point d'une méthode de dénombrement des chromosomes chez le Melon (*Cucumis melo*). *Ann. Amélior. Plantes*, **20**, 375-378.

HUSFELD B., 1932. Uber die Züchtung plasmoparawiderstanfähiger Reben. *Gartenbauwissenchaft*, **7**, 12-92.

JELENKOVIC G. et OLMO H. P., 1968. Cytogenetics of *Vitis*. III. Partially fertile diploid hybrids between *V. vinifera* L. and *V. rotundifolia* Michx. *Vitis*, **7**, 281-293.

LAVIE P., 1970. Contribution à l'étude caryosystématique des *Vitacées. Thèse Fac. Sci. Montpellier*, 213 p.

LESPINASSE Y. et SALESSES G., 1973. Application de techniques nouvelles à l'observation des chromosomes chez les genres *Malus* et *Pyrus*. *Ann. Amélior. Plantes*, **23**, 381-386.

NESBITT W. B., 1962. Polyploidy and interspecific hybridization of *Vitis*. *M. S. Thesis*, *North Carolina University*, 64 p.

OLMO H. P., 1937. Chromosome numbers in European grape (*Vitis vinifera L.*). *Cytologia* (Fujii jub. Vol.), 606-613.

RAJ A. S. et SEETHAIAH L., 1969. Karyotype analysis and meiotic studies in three varieties of grape (*Vitis vinifera L.*). *Cytologia*, **34**, 475-483.

RANDHAWA G. S. et IYER C. P. A., 1960. Studies on the cytology of grapes (*Vitis vinifera L.*) *Hort. Adv.*, **4**, 122-126.

SALESSES G., 1967. Mise au point d'une méthode de comptage des chromosomes chez les arbres fruitiers à noyau. *Ann. Amélior. Plantes*, **17**, 207-210.

SHETTY B. V., 1959 Cytotaxonomical studies in *Vitaceae*. *Bibliographia genetica*, **18**, 170-272.

RECOMMANDATIONS AUX AUTEURS

Le manuscrit doit être dactylographié sur papier format 21 × 29,7, avec un double interligne, au recto seulement. Chaque page sera numérotée et des feuilles *séparées* seront utilisées pour les références bibliographiques, les tableaux, les légendes des figures et graphiques, etc.

Au début de chaque mémoire, on indiquera : — *le titre courant* pour les hauts de pages devra être fourn en 40 signes au maximum; — *le titre du mémoire ;* il ne devra pas comporter d'abréviations ni de formules chimiques (sauf pour les isotopes); — *le nom des auteurs*, précédé des initiales du prénom pour les hommes, du prénom complet pour les femmes; — *le nom des techniciens* ayant collaboré à l'étude relatée, précédé de la mention : avec la collaboration technique de...; — *le nom de l'établissement*, dans lequel ont été effectuées les recherches et son adresse.

Les mémoires seront rédigés, autant que possible, d'après le plan ci-dessous :
a) *résumé* (250 mots max.) suffisamment précis pour que sa lecture renseigne sur la nature du travail et son importance; b) *introduction* dans laquelle on indique l'objet des recherches entreprises en relation avec les travaux déjà effectués dans le domaine; c) *techniques expérimentales et matériel utilisé*, en donnant, sous une forme concise, tous les détails nécessaires pour que le lecteur puisse répéter les expériences; d) *résultats*, à présenter de la manière la plus brève possible; e) *discussion et conclusion*; f) *titre et résumé* en anglais ou destinés à être traduits en anglais comportant une analyse *complète* de l'articie; g) *remerciements* pour les collaborateurs, les fonds, les dons...; h) *références bibliographiques*.

Les travaux originaux en anglais doivent présenter la même composition que les mémoires rédigés en français, mais ils comportent obligatoirement un résumé français *très complet*. Les figures, graphiques, tableaux et photographies seront sous-titrés en français.

Pour les autres documents (notes, mises au point, revues, rapports, etc.) l'auteur devra suivre un plan logique et le mettre en évidence par une titration appropriée.

Les références bibliographiques doivent être citées dans le texte de la manière suivante (DUPONT et DUVAL, 1954). Lorsque la référence comporte plus de trois auteurs, seul le premier auteur sera mentionné, suivi de *et al.* A la fin de l'article, les références constituant la bibliographie doivent être citées par ordre alphabétique des noms d'auteurs, et par ordre de dates pour un même auteur.

Pour les articles : le (s) nom (s) de (s) auteur (s) suivis (s) des initiales du (des) prénom (s); la date de parution de l'article; le titre de l'article (dans la langue originale pour l'allemand, l'anglais, l'italien, l'espagnol et en français dans tous les autres cas, avec indication entre parenthèses de la langue d'origine, sauf si l'auteur étranger a sous-titré dans l'une des quatre langues menntionnées); le titre du périodique en abrégé, selon la *World List of Scientific Periodicals*, ou le *Bulletin Signalétique du C. N. R.S.*; le volume; la première et la dernière page de l'article.

Pour les ouvrages : le nom de l'auteur avec les initiales du prénom; la date de l'édition; le titre complet de l'ouvrage dans la langue originale, sans abréviations (pour les langues utilisant des alphabets autres que l'alphabet latin, la traduction du titre sera donnée entre parenthèses, avec mention de la langue d'origine); le volume; la première et la dernière page du paragraphe se rapportant aux résultats discutés, et, si l'on cite l'ouvrage en entier, le nombre de volumes et le nombre total de pages; le numéro de l'édition s'il y en a plusieurs; le nom de l'éditeur; le lieu de l'édition. Si l'ouvrage est collectif, on indiquera en plus le nom de l'auteur du chapitre cité, le nom des rédacteurs principaux, précédé de la mention « in », le titre de l'ouvrage.

La mention de « communications personnelles » ou « données non publiées » etc. doit être faite entre parenthèses. Lorsque l'auteur a relevé une référence dans une revue d' « Abstracts », le mentionner à la fin de la référence, entre parenthèses.

Les tableaux, dessins, graphiques, cartes, photographies, doivent être fournis à part. Les tableaux et figures doivent faire l'objet de deux numérotations distinctes, en chiffres arabes l'une et l'autre.

Les auteurs peuvent disposer leurs tableaux soit dans le sens de la largeur de la revue, soit dans le sens de la longueur. Dans le sens de la largeur, le total des signes et des espaces disponibles est de 100. Dans le sens de la longueur, il est de 155. Les tableaux en longueur, c'est-à-dire ceux pouvant disposer de 155 signes, ne seront admis que s'ils comprennent plus de 8 lignes de chiffres, de manière qu'une page entière de la revue ne soit pas occupée par un tableau très long et très étroit. Les graphiques ne doivent pas faire double emploi avec les tableaux.

Les légendes et les énoncés des graphiques et dessins doivent être dactylographiés sur une même feuille séparée et porter les numéros des figures.

Les graphiques, schémas, cartes, dessins d'appareils seront envoyés soit *à l'état définitif* soit *à l'état de projets*, leur exécution définitive étant confiée au Bureau de Dessin de l'I. N. R. A. Seules deux réductions à l'impression sont admises : *soit* × 0,5, *soit* × 0,25.

Il est rappelé que le format utile des *Annales* est : 12,5 × 19 cm; ces dimensions ne doivent pas être dépassées.

Photographies : Il est recommandé de fournir des épreuves bien contrastées sur papier blanc, et de préférence en format 9 × 12. Si les photographies doivent être associées pour constituer des planches, on adoptera les normes suivantes : 2 photos : 9 × 12; 4 photos : 9 × 5,5; 6 photos : 5,5 × 5,5. Dans ce cas chaque photo devra porter un numéro en chiffres arabes visible après clichage.

Les légendes des photographies doivent être dactylographiées sur une même feuille séparée et porter les numéros des figures.

Il est demandé d'indiquer sur le manuscrit, dans la marge, en regard du texte, l'emplacement souhaité des tableaux et figures.

Envoi du manuscrit : M. RIVES, I.N.R.A., 11, rue Jean-Nicot 75007 Paris, France. On demande trois exemplaires.

Correction des épreuves : les épreuves que les auteurs recevront à corriger sont à retourner, après correction à Mme MANDON, Station de Génétique et d'Amélioration des Plantes, C.N.R.A., 78000 Versailles.

MINISTÈRE DE L'AGRICULTURE
I. N. R. A.
Centre de Recherches de RENNES
STATION D'AMÉLIORATION DES PLANTES
B.P. 29 - 35650 LE RHEU
Tél. : (99) 00.71.92

Le Directeur de la publication : M.-L. CAGNAC

F. D. Imprimerie Alençonnaise, rue Édouard-Belin, 61002 Alençon

---

Dépôt légal : 3e trimestre 1978. N° d'impression : 90.206

CPPAP n° 26633

annales de l'amélioration des plantes

MINISTÈRE DE L'AGRICULTURE
I. N. R. A.
Centre de Recherches de RENNES
STATION D'AMÉLIORATION DES PLANTES
B.P. 29 - 35650 LE RHEU
Tél. : (99) 00.71.92

Bimestriel

1978

Vol. 28 - N° 3

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

Reproduction, même partielle, interdite sans autorisation des auteurs
et de l'Institut national de la Recherche agronomique
à l'exception des résumés

Ann. Amélior. Plantes, 1978, **28** (3), 257-267.

Identification de chromosomes d'*Agropyron intermedium* impliqués dans la synthèse des gliadines, des β-amylases et des peroxydases à l'aide de lignées d'addition Blé × *Agropyron*

Yvonne CAUDERON, J. C. AUTRAN*, Ph. JOUDRIER** et K. KOBREHEL*

avec la collaboration technique de Solange BRESSOLLES, Ginette GOBIN** et de Marguerite MICHEL*

Station de Génétique et d'Amélioration des Plantes,
Centre national de Recherches agronomiques, INRA,
78000 Versailles

* *Laboratoire de Technologie des Blés durs et du Riz, I.N.R.A.,*
9, place Viala, 34060 Montpellier

** *Laboratoire de Recherches sur la Qualité des Blés, I.N.R.A.,*
16, rue Nicolas-Fortin, 75013 Paris.

Résumé

La comparaison entre :

— les diagrammes électrophorétiques des gliadines, des β-amylases, et des peroxydases d'un amphiploïde partiel « TAF 46 » ($2n = 56$, génomes A, B, D, X) dérivé du croisement (« Vilmorin 27 » × *Agropyron intermedium*) et des six lignées d'addition disomique ($2n = 44,21$ " Blé + 1 " X) extraites à partir de cet amphiploïde et :

— les diagrammes correspondants du Blé tendre « Vilmorin 27 », a permis d'identifier les chromosomes responsables de la synthèse de ces constituants.

La présence du génome X d'*A. intermedium* dans le contexte génétique de « Vilmorin 27 » se traduit au niveau des gliadines et des β-amylases par l'apparition de composants supplémentaires (également présents chez l'*Agropyron intermedium* originel). Dans ces deux cas, la déviation se retrouve dans l'une des lignées d'addition : L_3 pour les gliadines (fig. 2) et L_4 pour les β-amylases (fig. 3), ce qui suggère un rattachement des paires de chromosomes ainsi identifiées aux groupes d'homéologie 1 ou 6 pour la paire de L_3, et 4 pour la paire de L_4.

Au niveau des peroxydases, le déterminisme apparaît plus complexe. Si la lignée L_1, par ailleurs résistante à la Rouille noire, peut-être identifiée à l'aide d'un composant peroxydasique spécifique (au même titre que l'*Agropyron intermedium* originel), « TAF 46 » s'avère identique à « Vilmorin 27 » (fig. 4). Ce comportement peut s'expliquer par la présence de systèmes modificateurs sur d'autres chromosomes du génome X. Le résultat observé ne permet ni de confirmer l'homéologie de la paire de chromosomes portée par L_1 avec le groupe 7 du Blé, ni de prétendre à l'existence d'une unité fonctionnelle peroxydase/résistance à la Rouille noire.

Introduction

L'analyse électrophorétique de certains types de protéines ou d'enzymes présentes chez les aneuploïdes peut apporter de nouveaux critères de marquage des chromosomes ou des génomes et aider aux études d'homéologie ainsi qu'à la conduite des programmes de sélection par introgression (BERNARD, AUTRAN et JOUDRIER, 1977).

Cependant, alors que depuis une dizaine d'années les biochimistes ont largement étudié les nombreux aneuploïdes disponibles chez le Blé tendre et chez les hybrides (Blé × Seigle) et permis ainsi l'identification, à l'aide de marqueurs biochimiques, de la plupart des chromosomes du Blé tendre et du Seigle (Mac INTOSH 1973, 1977; KONZAK, 1977), à notre connaissance, aucune étude systématique n'a été entreprise à partir de dérivés (Blé × *Agropyron*). De tels marqueurs n'ont été utilisés que pour confirmer et préciser la nature d'une homéologie établie, sur des bases cytogénétiques, pour deux chromosomes d'*Agropyron elongatum* ($2n = 70$), 3Ag et 7Ag, qui conditionnent des résistances à la Rouille brune du Blé (HART, MCMILLIN et SEARS, 1975; RODRIGUEZ-LAPERENA *et al.*, 1975).

La présente publication rend compte des résultats d'une série d'expériences au cours desquelles nous avons tenté de mettre en œuvre de telles méthodes pour préciser le déterminisme génétique de la synthèse des gliadines, des β-amylases et des peroxydases présentes chez « TAF 46 », un amphiploïde partiel issu du croisement entre *Triticum aestivum* L. *ssp. vulgare* M. K. cv « Vilmorin 27 », $2n = 42$ et *Agropyron intermedium* (Host) P. B., $2n = 42$ (CAUDERON, 1966). On sait que « TAF 46 » est octoploïde, $2n = 56$, et qu'il a conservé le complément chromosomique intact du Blé « Vilmorin 27 » (21″ génomes A, B, D) ainsi que son cytoplasme avec, en addition, un génome mixte (7″, génome X) issu d'*A. intermedium* et qui ne représente que le tiers du stock chromosomique de la souche utilisée au départ. Ce génome a été « sélectionné » à la fois pour sa tolérance à l'homozygotie, son équilibre avec les génomes du Blé et pour les résistances aux Rouilles qu'il contrôle. « TAF 46 » constitue en fait un géniteur de résistance aux Rouilles plus facile à maintenir et à utiliser en sélection que l'*Agropyron* dont il provient (CAUDERON, 1966).

Nous nous proposions donc d'évaluer l'effet du génome X sur les diagrammes électrophorétiques des gliadines, β-amylases et peroxydases de « Vilmorin 27 » et, le cas échéant, par une étude de lignées d'addition disomique obtenues à partir de « TAF 46 », de localiser les gènes responsables de la synthèse de ces constituants sur les chromosomes de l'*Agropyron* ici présents.

En faisant appel à ces méthodes analytiques simples, nous pensions en outre, être en mesure d'obtenir des informations susceptibles de nous aider à déterminer le groupe d'homéologie de chacune des paires de chromosomes d'*Agropyron* mises en cause et de trouver des marqueurs biochimiques susceptibles de nous aider dans la conduite de nos programmes de transferts de résistance aux Rouilles (CAUDERON et RYAN, 1974; RYAN, 1975; CHUECA et CAUDERON, 1977).

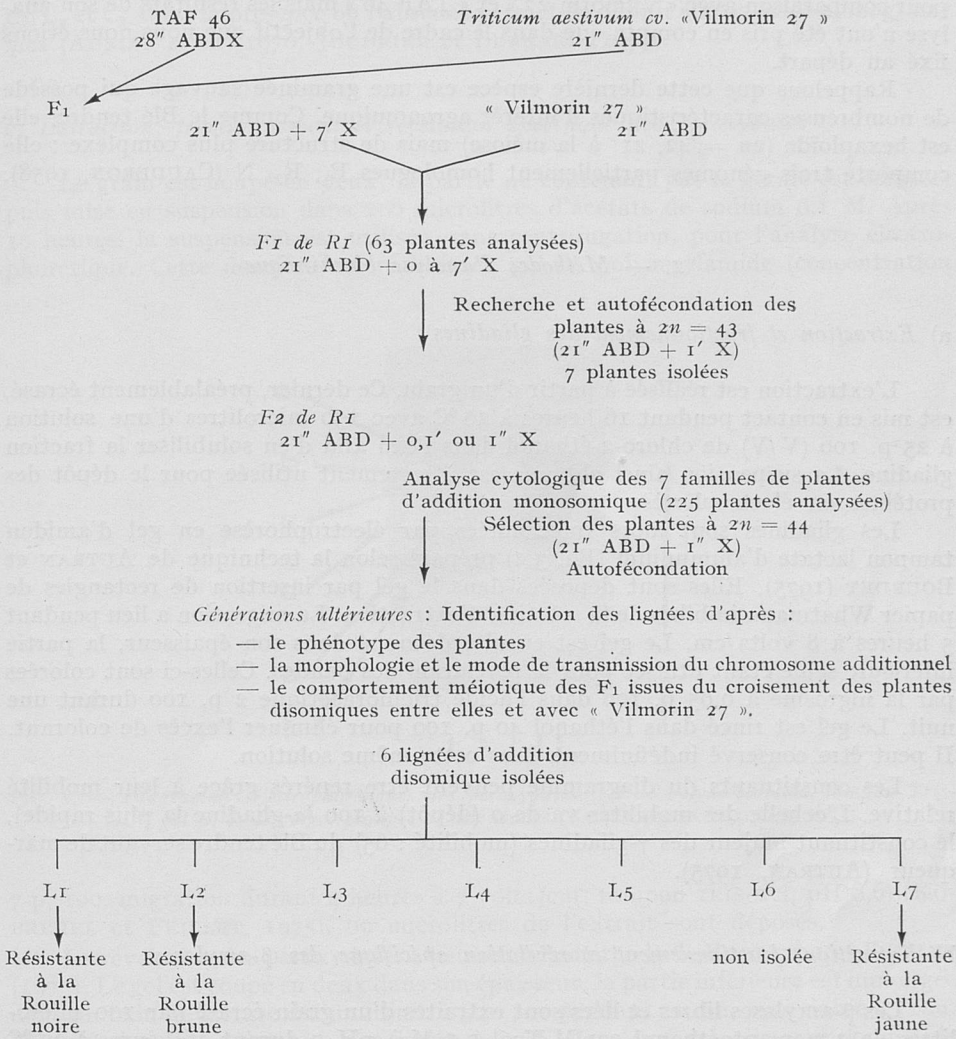
Matériel et méthodes

1. — *Matériel*

« TAF 46 », « Vilmorin 27 » ainsi que les six lignées d'addition disomique qui en sont issues ont fait l'objet de cette étude. Le schéma d'obtention du matériel soumis à l'analyse est présenté dans le tableau 1.

TABLEAU I

Origine des lignées d'addition disomique isolées à partir de « TAF 46 »



Toutes les lignées possèdent donc le stock diploïde complet du Blé « Vilmorin 27 » et son cytoplasme, avec, en addition, chacune une paire de chromosomes différente. Elles se distinguent aisément l'une de l'autre par un ensemble de caractères (morphologie des plantes, morphologie et mode de transmission du chromosome d'*Agropyron*. Les paires additionnelles présentes chez L_1, L_2 et L_7 contrôlent respectivement les résistances aux Rouilles noire, brune et jaune du Blé (CAUDERON, SAIGNE et DAUGE, 1973).

Tout ce matériel est issu d'une seule plante F_1, donc d'un même gamète mâle du parent *Agropyron*.

La souche d'*Agropyron intermedium* n° 76 utilisée dans le croisement initial a, en outre, été introduite dans les expériences (graines issues d'autofécondation) pour comparaison avec « Vilmorin 27 » et « TAF 46 » mais les résultats de son analyse n'ont été pris en compte que dans le cadre de l'objectif que nous nous étions fixé au départ.

Rappelons que cette dernière espèce est une graminée sauvage qui possède de nombreuses caractéristiques d'intérêt agronomique. Comme le Blé tendre, elle est hexaploïde ($2n = 42$, $21''$ à la méiose) mais de structure plus complexe : elle comporte trois génomes partiellement homologues E_1, E_2, N (CAUDERON, 1958).

2. — *Méthodes d'analyse biochimique*

a) *Extraction et fractionnement des gliadines*

L'extraction est réalisée à partir d'un grain. Ce dernier, préalablement écrasé, est mis en contact pendant 16 heures à 20 °C avec 150 microlitres d'une solution à 25 p. 100 (V/V) de chloro-2-éthanol dans l'eau afin d'en solubiliser la fraction gliadine. La suspension ainsi obtenue est directement utilisée pour le dépôt des protéines en électrophorèse.

Les gliadines sont alors fractionnées par électrophorèse en gel d'amidon tampon lactate d'alumunium (Ph. 3,2) préparé selon la technique de AUTRAN et BOURDET (1975). Elles sont déposées dans le gel par insertion de rectangles de papier Whatmann imbibés de la solution d'extraction. La migration a lieu pendant 5 heures à 8 volts/cm. Le gel est ensuite découpé dans son épaisseur, la partie inférieure seule étant utilisée pour la révélation des bandes. Celles-ci sont colorées par la nigrosine à 0,05 p. 100 dans l'acide trichloracétique 2 p. 100 durant une nuit. Le gel est rincé dans l'éthanol 40 p. 100 pour éliminer l'excès de colorant. Il peut être conservé indéfiniment dans cette même solution.

Les constituants du diagramme peuvent être repérés grâce à leur mobilité relative. L'échelle des mobilités va de 0 (dépôt) à 100 (α-gliadine la plus rapide), le constituant majeur des γ-gliadines (mobilité : 65) du Blé tendre servant de marqueur (AUTRAN, 1975).

b) *Extraction, fractionnement et révélation spécifique des β-amylases*

Les β-amylases libres et liées sont extraites d'un grain écrasé par 100 microlitres de 2-mercaptoéthanol 0,2 M-Nacl 0,5 M à pH 7 durant 16 heures à 20 °C (JOUDRIER et BOURDET, 1972) la suspension ainsi obtenue sert directement pour l'analyse électrophorétique.

Celle-ci est réalisée en gel de polyacrylamide (concentration 7,5 p. 100; migration durant 5 heures à 8 volts/cm; tampon lactate d'aluminium, pH 3,2) (JOUDRIER, 1974).

Après migration, les β-amylases sont révélées spécifiquement : la moitié inférieure du gel coupé longitudinalement est immergée durant 30 mn dans une solution d'amidon à 1 p. 100, pH 4,5 maintenue à 40 °C; après trois lavages à l'eau, le gel est mis en contact sur une solution iodo-iodurée (2,6 g d'iode et 6 g d'iodure

de potassium par litre d'eau); les bandes possédant une activité β-amylasique apparaissent en clair sur fond bleu-noir. Le gel est conservé dans une solution d'acide trichloracétique-éthanol-eau, puis photographié.

Les constituants du zymogramme β-amylase sont répartis en trois groupes : C_1, C_2 et C_3, dont la présence ou l'absence permet de définir six types de zymogrammes (Auriau *et al.*, 1976, Joudrier et Bernard, 1977).

c) *Extraction, fractionnement et révélation spécifique des peroxydases*

Le grain est coupé en deux; la partie ne contenant pas le germe est écrasée, puis mise en suspension dans 200 microlitres d'acétate de sodium 0,1 M. Après 16 heures, la suspension est utilisée, sans centrifugation, pour l'analyse électrophorétique. Cette dernière est réalisée en gel de polyacrylamide (concentration

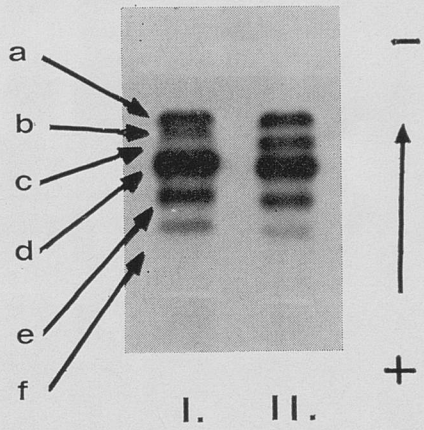


Fig. 1. — *Diagrammes électrophorétiques des peroxydases (gel de polyacrylamide, tampon Tris-HCl, pH 8, 6) des deux groupes de Blé tendre* (Kobrehel et Feillet, 1975).

7 p. 100, migration durant 4 heures à 7 volts/cm; tampon TRIS-HCl, pH 8,6) (Kobrehel et Feillet, 1975). 60 microlitres de l'extrait sont déposés.

La révélation des peroxydases a lieu selon la méthode de Kobrehel et Feillet (1975). Le gel est coupé en deux dans son épaisseur; la partie inférieure est immergée dans un bain de lactate d'aluminium à 5 p. 100 pendant 10 mn, puis rincée à l'eau. Elle est ensuite maintenue une heure à 30 °C dans une solution tamponnée de catéchol (2,5 g de catéchol; 1,96 g de Tris; 0,15 d'acide borique; 0,19 g d'E.D.T.A.; 1,5 g de chlorure de calcium; 1 000 ml d'eau), puis placée dans une solution d'eau oxygénée 0,02 M pendant 10 mn. Les gels ainsi préparés peuvent être conservés à 4 °C dans une solution d'acide acétique à 3 p. 100.

Des travaux antérieurs ont permis de montrer l'existence de six isozymes classées de *a* à *f* par ordre de mobilité décroissante, amenant à définir, au sein des Blés tendres, deux types (I et II) de zymogrammes (Kobrehel et Feillet, 1975) (fig. 1).

Résultats et discussion

1. — *Étude des électrophorégrammes gliadines*

La figure 2 montre que l'amphiploïde « TAF 46 » se différencie essentiellement du Blé « Vilmorin 27 » par la présence de trois bandes supplémentaires de mobilités respectives 31, 37 et 85, ainsi que par l'affaiblissement de la bande 22. De toute évidence, ces trois bandes proviennent du diagramme de l'*Agropyron intermedium* chez lequel elles apparaissent aussi très nettement. D'autre part, parmi les six

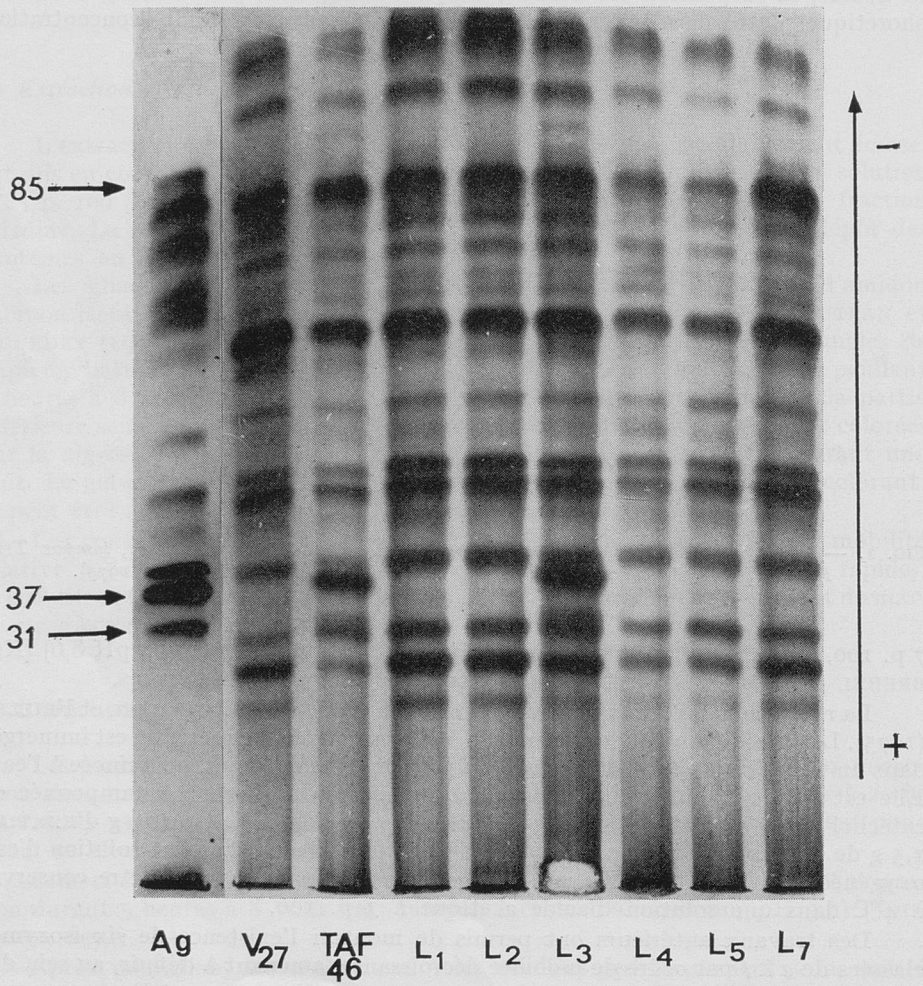


FIG. 2. — *Diagrammes électrophorétiques des gliadines (gel d'amidon, tampon lactate d'aluminium. pH 3, 2) de l'*Agropyron intermedium (Ag), *du Blé tendre* « Vilmorin 27 » (*V 27*) *de l'amphiploïde* « TAF 46 » *et des 6 lignées d'addition disomique Blé* × Agropyron (L_1 à L_7).

lignées d'addition analysées, seule L_3 possède les trois composants supplémentaires trouvés chez « TAF 46 », les cinq autres ayant des diagrammes identiques à celui de « Vilmorin 27 ».

On peut donc en déduire que les composants supplémentaires présents dans la fraction gliadine analysée, et matérialisés par les bandes signalées, sont sous la dépendance de la paire de chromosomes d'*Agropyron* présente chez la lignée L_3.

On note également que, si l'amphiploïde partiel « TAF 46 » (et par conséquent L_3) possède bien certains composants typiques du diagramme de l'*Agropyron intermedium*, tous ne sont pas représentés ce que l'on conçoit aisément si l'on se rappelle que le génome X n'a conservé que le tiers du stock chromosomique de cette espèce. Les chromosomes responsables de la synthèse des autres composants sont donc à rechercher ailleurs que dans le génome X.

2. — *Étude des zymogrammes β-amylases*

D'après la classification établie antérieurement (JOUDRIER et BERNARD, 1977), il apparaît (figure 3) que « Vilmorin 27 », qui ne comporte que les constituants du groupe C_1, est du type β-amylasique IV. Au même titre que l'*A. intermedium* dont il est issu, c'est précisément au niveau de ce groupe que le zymogramme de « TAF 46 » se distingue de « Vilmorin 27 » par la présence d'une bande supplémentaire de plus forte mobilité. Cette même déviation s'observe dans le cas de la lignée L_4, alors que toutes les autres se comportent comme le Blé.

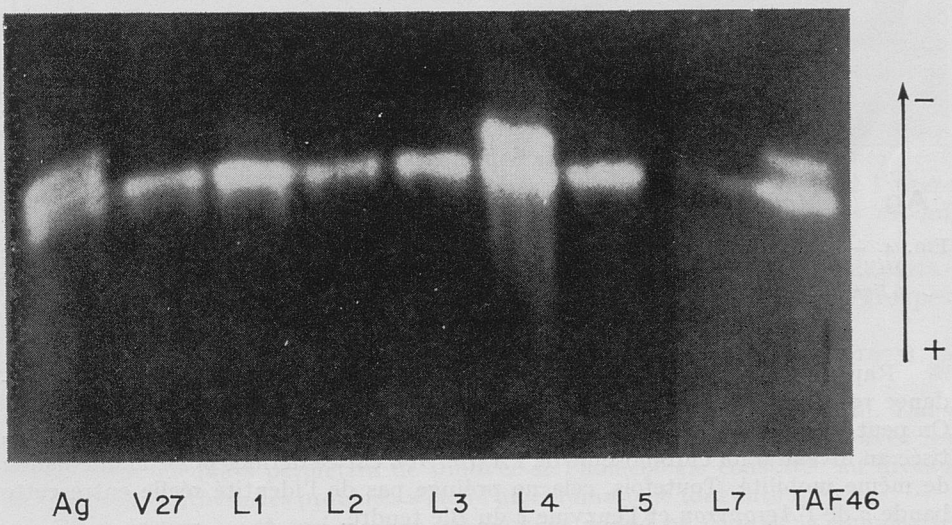


FIG. 3. — *Diagrammes électrophorétiques des β-amylases (gel de polyacrylamide, tampon lactate d'aluminium pH = 3,2.) du Blé tendre* « Vilmorin 27 » (*V. 27*), *des lignées d'addition disomique Blé* × Agropyron (L_1 *à* L_7) *et de l'amphiploïde partiel* « TAF 46 ».

On est donc en droit d'admettre que la paire de chromosomes d'*Agropyron* présente chez la lignée L_4 est responsable de la synthèse de l'isozyme supplémentaire.

3. — *Étude des zymogrammes peroxydases*

La figure 4 montre, d'une part que cinq des lignées d'addition disomique, L_2, L_3, L_4, L_5 et L_7 ainsi que « TAF 46 » et « Vilmorin 27 » possèdent des diagrammes comparables et tous de type I, d'autre part, que l'*Agropyron* étudié et le Blé tendre renferment plusieurs bandes ayant des mobilités similaires. Elle met aussi en évidence que la lignée L_1, résistante à la Rouille noire (*Puccinia graminis tritici*) (ERICKS. et HENN.), se distingue des autres lignées par la présence, dans son zymogramme, d'une bande peroxydasique supplémentaire (*c*).

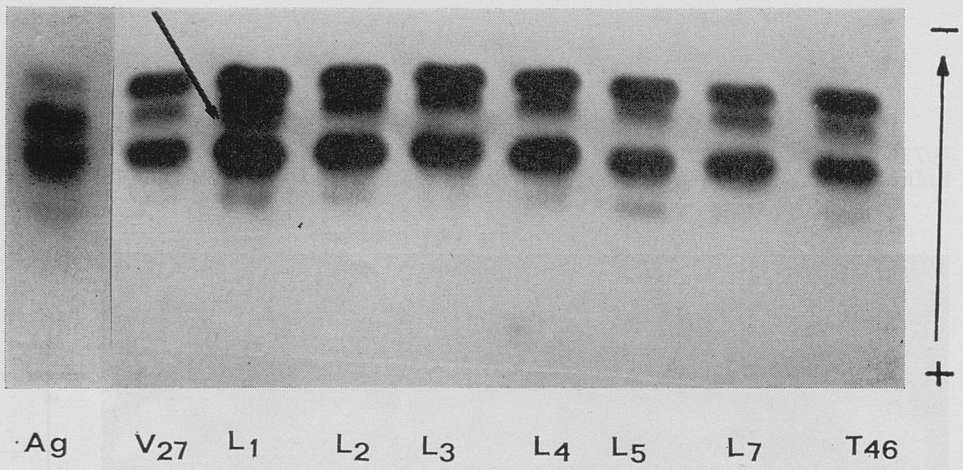


FIG. 4. — *Diagrammes électrophorétiques des peroxydases (gel de polyacrylamide, tampon Tris HCl, pH 8, 6) de l'*Agropyron intermedium *(Ag), du Blé tendre* « Vilmorin 27 » *(V. 27), des 6 lignées d'addition disomique Blé* × Agropyron *(L_1 à L_7) et de l'amphiploïde partiel* « TAF 46 »,

Rappelons que chez les Blés tendres, les enzymes *a*, *c* et *d* sont sous la dépendance respective des chromosomes 7D, 4B et 7A (KOBREHEL et FEILLET, 1975). On peut ici supposer que la bande peroxydasique *c* de la lignée L_1 est bien synthétisée au niveau d'un chromosome de l'*Agropyron* car ce dernier possède une bande de même mobilité. Toutefois, cela ne préjuge pas de l'identité réelle entre cette bande *c* de l'*Agropyron* et l'enzyme *c* du Blé tendre.

Ces observations appellent quelques remarques :

1. Concernant la *présence simultanée, chez L_1, des bandes* b *et* c, on signale que, dans le cadre des analyses effectuées jusqu'ici chez le Blé tendre (KOBREHEL et GAUTIER, 1974), jamais une telle constatation n'avait été faite.

2. Pour ce qui est de l'*absence de déviation dans le diagramme de* « TAF 46 », qui s'identifie à celui de « Vilmorin 27 », ce résultat ne met pas en doute le rôle majeur de la paire de chromosomes d'*Agropyron* de L_1 dans la synthèse des peroxydases, mais il laisse supposer un déterminisme plus complexe que celui observé dans le cas des gliadines ou des β-amylases, avec probablement un effet indirect du reste du génome (phénomène d'épistasie). On peut penser, par exemple, à

l'existence d'un système génétique répresseur de l'activité paroxydasique contrôlée par le système génétique du chromosome de L_1. Cet effet ne se marque pas chez *A. intermedium* où nous avons observé la bande *c*. On est tenté de conclure à une interaction génotype Blé /génome X, mais notre analyse ne suffit pas à le démontrer. On ne doit pas perdre de vue que, chez *A. intermedium*, les chromosomes du génome X se trouvent dans un contexte génétique bien différent et surtout très complexe.

3. Il y a enfin *localisation, sur le même chromosome d'Agropyron, des gènes de résistance à la Rouille noire et de la synthèse de la peroxydase* c. Ces résultats ne peuvent, en aucun cas, nous permettre de prétendre à l'existence d'une unité fonctionnelle responsable des deux caractères; on peut toutefois rappeler une thèse avancée à diverses reprises, et tout récemment par EDREVA (1976), thèse mettant en avant le rôle biologique et la participation des peroxydases comme facteurs de résistance aux maladies des plantes.

Conclusions

Nous avons montré que la présence du génome X d'*A. intermedium* dans le contexte génétique du Blé « Vilmorin 27 » induisait une variabilité génétique dans les processus de synthèse des gliadines, des β-amylases et des peroxydases, variabilité dont le déterminisme paraît assez simple au moins dans les deux premiers cas puisque, pour chacune des deux protéines étudiées, la présence d'une seule paire de chromosomes provoque des déviations identiques à celles observées pour le génome X tout entier, celle de L_3 pour les gliadines, celle de L_4 pour les β-amylases.

Pour les peroxydases, le processus est un peu plus complexe : il met en jeu une troisième paire de chromosomes, celle de L_1, qui remplit un rôle majeur évident dans la synthèse des enzymes peroxydasiques, mais il suppose également l'intervention d'autres systèmes génétiques portés par d'autres chromosomes et qui viennent masquer l'effet de celui-ci.

Si l'on se rapporte aux résultats déjà connus chez le Blé, on est tenté de rattacher chacune des paires de chromosomes d'*Agropyron* ainsi identifiées aux groupes d'homéologie responsables des mêmes synthèses chez le Blé tendre :

— Groupe 1 ou 6 pour la paire de L_3 (SHEPHERD, 1968; AUTRAN, 1975);

— Groupe 4 pour la paire de L_4 (JOUDRIER et CAUDERON, 1976).

Mais ceci ne doit être regardé que comme une hypothèse de travail. Dans ces deux cas, la création des lignées de substitution optimale réalisées avec les aneuploïdes adéquats permettra de prouver si l'homéologie constatée au niveau des gènes de synthèse des protéines s'étend au chromosome tout entier.

Nous savons — et ceci ne doit pas étonner quand on connaît la complexité des processus de spéciation — qu'il n'en est pas toujours ainsi. Dans une étude similaire, il a été, en effet, démontré que chez le seigle (*Secale cereale*), la synthèse des β-amylases du groupe C_2 était assurée par le chromosome E, qui correspond au groupe d'homéologie 5 (BERNARD *et al.*, 1977) alors que, les travaux effectués sur le Blé tendre « Chinese spring » nous avaient amenés à penser que le groupe homéologue 4 était impliqué dans la synthèse de l'ensemble des constituants de la β-amylase (JOUDRIER et CAUDERON, 1976).

En revanche, au niveau des peroxydases, les résultats obtenus permettent assez difficilement de se prononcer quant au groupe d'homéologie de la paire de chromosomes de la lignée L_1. Bien qu'il soit intéressant de noter que pour cette dernière, une homéologie avec le groupe 7 ait déjà été établie (THE et BAKER, 1970)

par la méthode des compensations génétiques (isolement de la lignée de substitution optimale dans laquelle le chromosome d'*Agropyron* s'est substitué au chromosome 7D du Blé), des analyses complémentaires s'avèrent encore nécessaires et elles seront entreprises à partir d'une série d'aneuploïdes isolés récemment.

D'ores et déjà, il est donc possible d'identifier trois paires de chromosomes d'*Agropyron intermedium* à l'aide de marqueurs biochimiques. Pour ce qui est des autres chromosomes, on peut espérer trouver d'autres marqueurs, comme cela a déjà été fait chez le Blé.

D'autre part, nous avons pu établir une relation entre une activité peroxydasique et un caractère d'intérêt agronomique. Il reste à préciser avec quelle sécurité ce marqueur biochimique pourra être utilisé dans les programmes de transfert des gènes de résistance à la Rouille noire par induction de recombinaison homéologue (CAUDERON et RYAN, 1974; RYAN, 1975) et dans les programmes de sélection par introgression.

Reçu pour publication en mars 1978.

Remerciements

Nous remercions M. FEILLET et Mme Françoise DOSBA qui ont bien voulu se charger de la lecture de ce manuscrit.

Summary

Identification of Agropyron intermedium *chromosomes involved in the gliadin β-amylase and peroxydase synthesis by means of wheat* × Agropyron *disomic addition lines*

From an octoploid (*T. aestivum cv.* « Vilmorin 27 » × *Agropyron intermedium*) derivative « TAF 46 » ($2n = 56$, A, B, D, X genomes) and from a set of six disomic addition lines (*cf.* Table 1) isolated from it, altogether in the background of the common wheat « Vilmorin 27 » an electrophoretic analysis of gliadins, β-amylases and peroxidases was carried out.

The presence of the X genome of *Agropyron* led to extra bands compared to the wheat gliadins and β-amylases patterns (also present in the original *Agropyron intermedium*). In both cases, this difference was shown also in one of the addition lines patterns : L_3 for the gliadins (fig. 2), and L_4 for the β-amylases (fig. 3). On the basis of this results if may be concluded that the *Agropyron* chromosomes present in L_3 and L_4 are respectively implied in gliadin and β-amylase synthesis controlled by the X genome. Moreover this suggest the hypothesis for homoeologous relationships between group 1 or 6 for the *Agropyron* chromosomes of L_3 and 4 for these of L_4.

The genetic behaviour of the peroxydase synthesis seems more complicated. In fact, whereas peroxydase zymogram phenotypes are similar for « TAF 46 » and « Vilmorin 27 », L_1, in other respects resistant to stem rust, may be easily identified by a specific extra band (as well as the original *Agropyron intermedium*) (fig. 4). The effect of modifying genes present on other chromosomes might explain this.

The results made us unable to confirm the relationships between the *Agropyron* chromosome of L_1 and homoeologous group 7 of wheat.

Références bibliographiques

AURIAU Ph. *et al.*, 1976. Variabilité génétique de la composition des gliadines, gluténines, β-amylases, α-esterases, peroxydases et phosphatases acides du Blé. (*T. aestivum*). *Ann. Amélior. Plantes*, **26**, 51-66.

AUTRAN J. C., 1975. Nouvelles possibilités d'identification des variétés françaises de Blé tendre par électrophorèse des gliadines du grain. *Ind. agric. alim.*, **9-10**, 1 075-1 094.

AUTRAN J. C., BOURDET A., 1975. L'identification des variétés de Blé : établissement d'un tableau général de détermination fondé sur le diagramme électrophorétique des gliadines du grain. *Ann. Amélior. Plantes*, **25**, 277-300.

BERNARD M., AUTRAN J. C., JOUDRIER Ph., 1977. Possibilités d'identification de certains chromosomes du Seigle à l'aide de marqueurs biochimiques. *Ann. Amélior. Plantes*, **27**, 355-362.

CAUDERON Y., 1958. Étude cytogénétique des Agropyron français et de leurs hybrides avec les Blés. *Ann. Amélior. Plantes*, **8**, 389-567.

CAUDERON Y., 1966. Étude cytogénétique de l'évolution du matériel issu de croisement entre *Triticum aestivum* et *Agropyron intermedium*. *Ann. Amélior. Plantes*, **16**, 43-70.

CAUDERON Y., SAIGNE B., DAUGE M., 1973. The resistance to wheat rusts of *Agropyron intermedium* and its use in wheat improvement. *Proc. 4th. Int. Wheat Genet. Symposium*, Columbia Missouri, 401-407.

CAUDERON Y., RYAN G., 1974. *Aegilops speltoides* promotion of homoeologous pairing in one *Triticum aestivum* × *Agropyron intermedium* derivative. *Wheat Inf. Serv.*, **39**, 1-5.

CHUECA M. C., CAUDERON Y., 1977. Induction d'appariements homéologues entre les chromosomes du Blé tendre et un télésome d'*Agropyron intermedium* par croisement avec des *Aegilops*. *Ann. Amélior. Plantes*, **27**, 135-150.

EDREVA A. M., 1976. On the biological role and the participation of the peroxydase in plant resistance phenomena. (bulgare res. anglais) *Genetica i Selektsija* (Sofia), **9**, 241-250.

HART G. E., Mc MILLIN D. E., SEARS E. R., 1976. Determination of the chromosomal location of a glutamate oxaloacetate transaminase structural gene using. *Triticum-Agropyron* tranlocations. *Genetics*, **38**, 49-61.

JOUDRIER P., BOURDET A., 1972. Aspect génétique des activités β amylasiques dans le grain de Blé. *Ann. Amélior. Plantes*, **22**, 263-279.

JOUDRIER P., 1974. Spécificité génétique de la β amylase chez *T. aestivum* : existence de 5 types de zymogrammes. *C.R. Acad. Sc. Paris*, **278**, série D, 1 777-1 780.

JOUDRIER P., CAUDERON Y., 1976. Localisation chromosomique de gènes contrôlant la synthèse de certains constituants, β amylasique du grain de Blé tendre. *C. R. Acad. Sc. Paris*, **282**, série D, 115-118.

JOUDRIER P., BERNARD M., 1977. Responsabilité du génome D sur certains isozymes β amylase du grain de Blé tendre. *Ann. Amélior. Plantes*, **27**, 35-47.

KOBREHEL K., GAUTHIER M. F., 1974. Variability in peroxydase isozymes in wheat and related species. *Can. J. Bot.*, **52**, 755-759.

KOBREHEL K., FEILLET P., 1975. Identification of genomes and chromosomes involved in wheat peroxidase synthesis of wheat seeds. *Can J. Bot.*, **20**, 2 336-2 344.

KONZAK C. F., 1977. Genetic control of the content, amino-acid composition, and processing properties of proteins in wheat. *Advances in Genetics*, **19**, 407-582.

Mac INTOSH R. A., 1973. A catalogue gene symbols for wheat. *Proc. 4th Int. Genet. Symposium, Columbia, Missouri*, 893-937.

Mac INTOSH R. A., 1977. Catalogue of gene symbols, 1977, supplement. *Annual Wheat newsletter*, **23**, 8-9.

RODRIGUEZ-LAPERENA M. A. *et al.*, 1975. Biochemical evidence of chromosome homeology among related plant genera. *Plant. Sc. Letters*, **5**, 387-393.

RYAN G., 1975. *Transferts chromosomiques chez le Blé tendre* (Triticum aestivum). *Étude de descendances d'hybrides interspécifiques, résistances génétiques à la Rouille noire dérivées de l'*Agropyron intermedium *et de l'*Aegilops speltoïdes. Thèse de Docteur Ingénieur, Univer. Paris-Sud, Orsay, 123 p.

SHEPHERD K. W., 1968. Chromosomal control of endosperm proteins in wheat and rye. *Proc. 3rd Int. Wheat Genet. Symp.*, Canberra, 96-96.

THE T. T., BAKER E. P., 1970. Homoeologous relationships between two *Agropyron intermedium* chromosomes and wheat. *Wheat Inf. Serv.*, **31**, 29-31.

Ann. Amélior. Plantes, 1978, **28** (3), 269-287.

Amélioration des populations, méthodes de sélection et création de variétés. II. — Le concept de valeur variétale de génotypes et ses conséquences pour la sélection récurrente

A. GALLAIS

Station d'Amélioration des Plantes fourragères, I.N.R.A., 86600 Lusignan

Résumé

Généralisant les notions de valeur en combinaison pour les variétés hybrides et celles de valeur en synthèse pour les variétés synthétiques, le concept de valeur en combinaison variétale d'un groupe de parents est défini au niveau d'une population de parents comme l'espérance de la valeur des variétés d'un type donné avec ce groupe de parents. L'aptitude variétale générale d'un génotype représente l'espérance de toutes les variétés avec ce génotype. Les aptitudes spécifiques sont définies comme des interactions. Ces notions sont particulièrement discutées pour les différents types de variétés hybrides (hybride simple, hybride trois voies, hybride double) ainsi que pour les variétés synthétiques. Des conséquences pour la sélection récurrente en sont tirées, puisque celle-ci doit tenir compte du type de variété à créer. De nouveaux schémas de sélection récurrente sont proposés, afin d'améliorer les aptitudes variétales à plus de 2 parents, dans le cas des variétés hybrides trois voies et hybrides doubles, et pour améliorer l'aptitude variétale à 2 parents dans le cas de variétés synthétiques.

Introduction

L'amélioration des plantes peut être définie comme l'art ou la science de la création de variétés. Du point de vue génétique, c'est l'ensemble des manipulations génétiques qui permettent à partir d'un groupe d'individus n'ayant pas certains caractères au niveau désiré, de créer un autre groupe d'individus, assez reproductible (la variété), apportant les progrès recherchés. Ces progrès doivent être obtenus en optimisant l'utilisation des moyens. Pour concilier efficacité à court terme sur certains caractères et efficacité à long terme sur des caractères plus complexes, le chemin de la création variétale doit passer par l'amélioration des populations (fig. 1) (GALLAIS, 1974, 1977). Dans cette stratégie, l'amélioration des populations

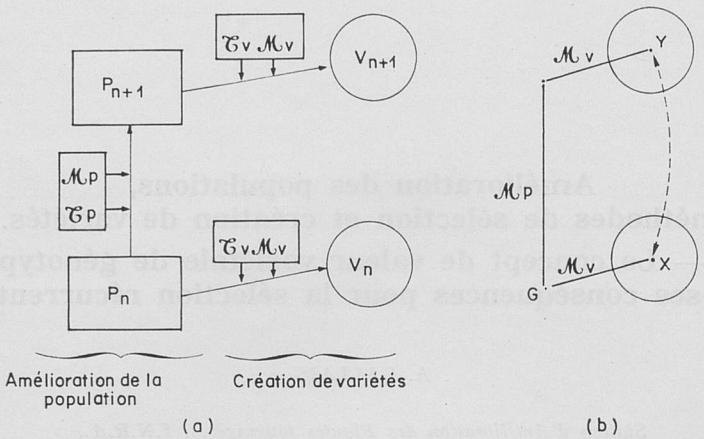


FIG. 1. — (*a*). *Schéma d'une stratégie intégrée de sélection et de création de variétés par sélection récurrente.* P_n *représente la population améliorée au cycle* n *de sélection.* V_n *représente l'ensemble des variétés d'un type donné qui peut être dérivé de* P_n *par application des opérateurs de transformation* $\mathcal{T}_v$ (*transformation + test*) *et* $\mathcal{M}_v$ (*création de la variété*). $\mathcal{T}_p$ *et* $\mathcal{M}_p$ *sont les opérateurs de transformation permettant de passer de* P_n *à* P_{n+1}.

1(*b*). *Schéma de parenté reliant un individu X de* V_n *à un individu Y de* v_{n+1}. *Le progrès génétique de* V_n *à* V_{n+1} *dépend de la covariance entre X et Y. X est un descendant d'un individu G de* P_n *selon l'opérateur* $\mathcal{M}_v$ *et Y est aussi un descendant de G selon l'opérateur produit* $\mathcal{M}_{p*}\mathcal{M}_v$.

par sélection récurrente peut se ramifier à n'importe quel cycle dans la création de variétés.

Pour tendre vers la meilleure utilisation possible de la variabilité, il semble assez évident que les opérateurs tests de la sélection récurrente doivent être adaptés au type de variétés qui sera développé. De même, au niveau de la création des variétés, comme il n'est pas possible de réaliser toutes les combinaisons des parents candidats à la sélection, il faut des critères de choix de ceux-ci, le plus proche possible de leur valeur en combinaison variétale. Ainsi en vue de la création de variétés hybrides, il faut améliorer le matériel pour sa valeur en combinaison et choisir les parents selon ces mêmes critères. Pour les variétés synthétiques, ce critère devient l'aptitude à la synthèse (WRIGHT 1973, 1974; GALLAIS 1974, 1975).

La performance d'une variété hybride ou d'une variété synthétique est le résultat des actions et des interactions des apports génétiques de ses parents. Ainsi la valeur en combinaison est décomposée en valeur générale (apport d'un parent, A.G.C.) et en valeur spécifique (interactions entre les apports de 2 parents, A.S.C.). Au niveau des hybrides trois voies et des hybrides doubles, il serait possible de définir les interactions entre les apports de 3 et 4 parents (RAWLINGS, COCKERHAM, 1962*a*, *b*). De même, nous avons montré comment l'aptitude à la synthèse de *n* parents dans des variétés synthétiques à *k* parents (*k*-Syn) pouvait se décomposer en aptitude générale à la synthèse (A.G.S.) et en aptitudes spécifiques à la synthèse (A.S.S.) liées à 2,2... *n* parents. (GALLAIS, 1975).

Par souci de simplification et peut-être d'efficacité, la sélection récurrente ne porte souvent pour les variétés hybrides (quel que soit le type) que sur l'aptitude générale à la combinaison ou sur une sorte de somme de l'A.G.C. et de l'A.S.C., dans le cas d'une sélection récurrente réciproque; les effets de 3 et 4 parents ne sont que peu utilisés. Pour les variétés synthétiques, le critère d'aptitude générale

à la synthèse n'a pas encore été intégré dans la sélection récurrente — une expérience est en cours à la Station d'Amélioration des Plantes fourragères de Lusignan — mais, il est évident qu'il sera en général plus efficace que la seule A.G.C., classiquement utilisée, dans la mesure où ce critère d'A.G.S. intègre l'A.G.C. et la valeur en autofécondation des parents qui détermine la sensibilité à la consanguinité, donc la perte de vigueur de la variété synthétique au cours des générations de multiplication. Dans certaines expériences (Gallais 1974; Busbice, 1974, 1976), l'efficacité même des formules de prévision de la valeur des générations avancées de variétés synthétiques avec une estimation de l'A.G.S., prouve déjà l'intérêt de ce concept.

Dans leur utilisation et leur définition, les notions de valeur en combinaison et de valeur en synthèse apparaissent donc très analogues. Dans cet article, nous proposons de les réunir en un seul concept dépassant même le cadre des variétés hybrides et des variétés synthétiques : le concept de valeur en combinaison variétale. Il peut être défini pour des génotypes et pour des gènes; nous nous limiterons à la première situation. Nous préciserons sa signification génétique pour certains types de variétés et ses conséquences générales, d'une part au niveau de l'expression du progrès génétique de la valeur des variétés qu'il est possible de tirer d'une population, et d'autre part au niveau de la sélection récurrente pour l'amélioration de la valeur en combinaison variétale.

Définition du concept de valeur variétale

1. — *Définition générale en l'absence d'effet ordre des parents*

Considérons le cas général d'une variété d'un type quelconque, à plusieurs parents. Imaginons une population illimitée de parents et supposons (conceptuellement) que toutes les combinaisons variétales d'un type donné (exemple : hybride simple, hybride trois voies, hybride double, variété synthétique à k parents — notée k-Syn) soient réalisées. Alors, la *valeur variétale d'un parent* sera définie comme la moyenne (l'espérance mathématique) de toutes les variétés où figure ce parent : il sera possible de parler de valeur variétale générale, ou *d'aptitude variétale générale*. Les *aptitudes variétales spécifiques* seront définies comme des interactions d'ordre (k-1), k étant le nombre de parents. Ainsi, sans tenir compte d'un effet possible ordre des parents, quel que soit le type de variété, il est possible de décomposer la valeur d'une variété :

$$V_{ijkl\ldots} = \mu + \sum_i a_i + \sum_{i<j} \sum d_{ij} + \sum_{i<j<k} \sum \sum t_{ijk} + \sum_{i<j<k<l} \sum \sum \sum \sum q_{ijkl\ldots} \qquad (1)$$

μ est la moyenne de toutes les variétés du type;
a_i est l'aptitude variétale générale; d_{ij}, t_{ijk}, q_{ijkl} sont les aptitudes variétales spécifiques respectivement entre 2, 3, 4 parents...

Cette généralisation fait ressortir le défaut de certaines terminologies déjà utilisées. Il est clair que pour donner un sens précis à la notion de valeur variétale, c'est-à-dire à la valeur des parents en combinaison variétale, il faut se référer au type de variété considéré. Pour des variétés hybrides simples, l'expression « valeur en combinaison » apparaît assez ambiguë, puisqu'elle ne précise pas la nature de la combinaison. Hill (1966, 1972) l'a même utilisée pour caractériser ce que nous avons appelé aptitude à la synthèse. Wright (1973, 1974) parle de

« general varietal ability » pour des variétés synthétiques; dans ce cas, la terminologie « aptitude générale à la synthèse » semble plus claire. Pour certains types de variétés non classiques (exemple : variété semi-hybrides, hybrides avec du matériel non fixé...) il pourrait d'ailleurs être difficile de trouver un qualificatif simple et approprié.

2. — *Cas où il y a un effet de l'ordre des parents*

La relation (1) s'applique au cas où il n'y a pas d'effet de l'ordre des parents, chaque parent « jouant » un rôle identique. C'est le cas avec les variétés synthétiques. S'il y a un effet de l'ordre (cas des variétés hybrides trois voies, hybrides doubles), cette relation est encore valable, mais elle s'applique à la moyenne de tous les arrangements possibles des k parents. Dans cette situation, il est d'ailleurs possible de définir directement des aptitudes variétales tenant compte de l'ordre des parents. Nous allons considérer le cas des hybrides trois voies et des hybrides doubles.

Hybrides trois voies

La valeur d'un hybride trois voies $(ij)k$, peut se décomposer de la façon suivante :

$$Y_{(ij)k} = \mu + a_{(i).} + a_{(j).} + a_{k(..)} + d_{(ij).} + d_{(.j)k} + t_{(ij)k} \qquad (2)$$

a, d, t représentant toujours les aptitudes variétales relatives à 1, 2 et 3 parents, mais en tenant compte de l'ordre. Ainsi $a_{(i.).}$ représente la moyenne (espérance) centrée de tous les hybrides trois voies ayant le parent i dans l'hybride simple; pour le même parent i, $a_{i(..)}$ définit l'aptitude variétale générale à partir de la moyenne de tous les hybrides trois voies ayant le parent i comme lignée. $d_{(ij).}$ représente les effets d'interaction entre les apports des 2 parents i et j en position hybride simple; mais $d_{(i.)j}$ représente les effets d'interaction entre les apports des 2 parents i et j, l'un parent de l'hybride simple, l'autre en position lignée.

Hybrides doubles

La valeur d'un hybride double $(ij)(kl)$ peut se décomposer de la façon suivante :

$$\begin{aligned} Y_{ij.kl} = \mu &+ a_{(i.)(..)} + a_{(.j)(..)} + a_{(..)(.k)} + a_{(..)(.l)} + d_{(ij)(..)} + d_{(..)(kl)} \\ &+ d_{(i.)(.k)} + d_{(i.)(.l)} + d_{(.j)(.k)} + d_{(.j)(.l)} + t_{(i.)(kl)} + t_{(.j)(kl)} \\ &+ t_{(ij)(.k)} + t_{(ij)(.l)} + q_{(ij)(kl)} \end{aligned} \qquad (3)$$

où $a_{(i.)(..)}$ représente la moyenne (espérance) centrée de tous les hybrides doubles avec le parent; $id_{(ij)(..)}$ et $d_{(i.)(.k)}$ sont les effets d'interaction entre les apports des 2 parents (aptitude variétale d'ordre 1) définis respectivement pour des parents d'un même hybride simple et pour deux parents issus des deux hybrides simples. $t_{(i.)(kl)}$ est l'aptitude variétale spécifique d'ordre 2 pour l'arrangement particulier $(i.)(kl)$ de même $q_{(ij)(kl)}$ est l'aptitude variétale spécifique d'ordre 3 pour l'arrangement particulier $(ij)(kl)$.

Remarque : la notation utilisée pour la décomposition en fonction des aptitudes variétales de la valeur des hybrides trois voies et des hybrides doubles est lourde, mais elle est très explicite et elle rendra plus immédiates des relations entre aptitudes variétales des deux types d'hybrides.

3. — *Introduction de la valeur variétale en lignée*

De même que l'on peut définir l'aptitude d'un parent à donner de bons hybrides par son A.G.C., il est possible de définir l'aptitude d'un génotype non fixé à donner de bonnes lignées. Ce serait *la moyenne de l'ensemble des lignées que l'on pourrait tirer de ce génotype*. La maîtrise de la technique d'haplo-diploïdisation (DEMARLY, 1975) pourra permettre d'approcher cette valeur qui interviendra alors comme un nouveau paramètre génétique. L'haplo-diploïdisation agit comme opérateur de transformation pour produire des descendances homozygotes d'un génotype, de même que l'hybridation en top cross permet d'obtenir des familles de 1/2 frères.

A partir d'un plan de croisement factoriel ou diallèle, en remplaçant la valeur des croisements par la valeur des lignées qui peuvent en être dérivées, il sera possible de parler de *valeur combinée en lignée de deux génotypes*. Cette valeur pourra se décomposer en valeur générale de chaque génotype et en valeur spécifique. A partir de plans de croisements à trois ou quatre voies (triallèle, quadriallèle), il serait de même possible d'introduire les valeurs spécifiques en lignée de 3 ou 4 génotypes. Avec une prévision ou une estimation directe de la valeur en lignée d'un croisement, la valeur des génotypes étudiés pourra donc être mieux analysée.

Ce problème est très important pour toutes les espèces où il y a création de lignées sur la base de leur valeur propre. Nous le développerons dans un autre article (GALLAIS, 1978).

Signification génétique des aptitudes variétales

A partir du modèle de décomposition factorielle de la valeur génotypique (KEMPTHORNE, 1957), il est possible de voir à quels paramètres génétiques de ce modèle correspondent les aptitudes variétales. Nous prendrons comme exemple l'interprétation génétique des aptitudes variétales pour des lignées pures (homozygotes) des variétés hybrides (simples, trois voies, doubles) des variétés synthétiques.

Nous noterons par α un effet additif, β un effet de dominance, $(\alpha\alpha)$ l'épistasie additive $\times$ additive, $(\alpha\beta)$ l'épistasie additive $\times$ dominance, $(\beta\beta)$ l'épistasie dominance $\times$ dominance. Pour simplifier la notation, la sommation sur l'ensemble des loci en cause pour le caractère quantitatif considéré ne sera pas représentée.

1. — *Lignées homozygotes*

Pour un génotype A_iA_j, la valeur attendue $L_{\prime}$ des lignées qu'il peut donner est évidemment $1/2(Y_{ii} + Y_{jj})$, Y_{ii} représentant la valeur du génotype homozygote A_iA_i, d'où, en fonction des effets génétiques :

$$L_{\prime} = \mu + \alpha_i + \alpha_j + 1/2(\beta_{ii} + \beta_{jj})$$
$$E(L_{\prime}) = \mu + E(\beta_{ii})$$

La valeur centrée a donc pour expression :

$$L_{\prime} - E(L_{\prime}) = \alpha_i + \alpha_j + 1/2(\beta_{ii} + \beta_{jj}) - E(\beta_{ii})$$

Les composantes de l'épistasie peuvent être facilement prises en considération. Ainsi, pour un génotype $A_iA_jB_kB_l$, en se limitant à l'épistasie additive × additive :

$$L - E(L) = \alpha_i + \alpha_j + \alpha_k + \alpha_l + (\alpha\alpha)_{ik} + (\alpha\alpha)_{il} + (\alpha\alpha)_{jk} + (\alpha\alpha)_{jl} + 1/2(\beta_{ii} + \beta_{jj} + \beta_{kk} + \beta_{ll}) - \{E(\beta_{ii}) + E(\beta_{kk})\}$$

Cette valeur peut se relier à la valeur C du génotype dont on veut tirer des lignées, et à sa valeur S en autofécondation. En effet, en l'absence d'épistasie (mais il pourrait y avoir de l'épistasie additive × additive) pour un génotype A_iA_j :

$$C = \mu + \alpha_i + \alpha_j + \beta_{ij}$$
$$S = \mu + \alpha_i + \alpha_j + 1/2\ \beta_{ij} + 1/4(\beta_{ii} + \beta_{jj})$$

d'où $$L = 2S - C \qquad (4)$$

On a là l'exemple d'un prédicteur qui pourra être très utile pour la sélection pour la valeur en lignée. Cependant pour utiliser au mieux les moyens, il faudrait aussi pouvoir prévoir la variance σ^2_L des lignées que pourra donner un génotype (GALLAIS, 1978), afin de sélectionner les génotypes susceptibles de donner les meilleures lignées de valeur L_m ; en effet :

$$L_m = L + i\sigma_L$$

i étant l'intensité de sélection entre lignées issues du génotype considéré.

2. — *Variétés hybrides*

Nous n'avons considéré que le cas d'hybrides réalisés avec des lignées fixées (homozygotes). Les résultats sont récapitulés dans le tableau 1 donné en annexe 1. Pour les hybrides simples, l'aptitude variétale redonne évidemment la notion classique d'aptitude à la combinaison. Pour les hybrides trois voies, la valeur variétale d'un parent dépend de sa place, c'est-à-dire selon qu'il représente la lignée ou qu'il est lui même parent de l'hybride simple. Dans le premier cas, la valeur variétale correspond d'ailleurs à l'aptitude générale à la combinaison ; dans le deuxième cas, elle correspond à la valeur variétale d'un parent en combinaison hybride double, mais c'est une notion qui ne se relie pas directement à l'A.G.C. Ce n'est qu'en l'absence d'épistasie que l'on peut avoir une telle relation :

$$a_{(..)i} = a_{i.} = a_i$$
$$a_{(i.)} = a_{(i.)(..)} = 1/2a_i \quad (a_{i.} = a_i = \text{A.G.C. pour hybrides simples})$$

L'absence d'épistasie supprime les paramètres d'aptitude variétale entre plus de 2 parents et il devient possible de relier entre elles les aptitudes variétales des 3 types d'hybrides (hybrides simple, trois voies, double). On a alors, en plus de la relation précédente :

$$d_{(ij)(..)} = 0$$
$$d_{(i.)(j.)} = 1/2d_{(i.)j} = 1/4d_{ij} \ (d_{ij} = \text{A.S.C. pour hybrides simples})$$

En l'absence d'épistasie dominance × dominance, le paramètre d'aptitude variétale spécifique de 4 parents pour les hybrides doubles disparaît et :

$$t_{(i.)(jk)} = 1/2t_{i(jk)}$$

Dans une expérience, le test de telles relations pourra donc permettre d'approcher la nature des effets génétiques (avec toute la prudence nécessaire dans une telle approche) (GALLAIS, 1977). Ces relations restent aussi valables dans le cas où les parents utilisés ne sont pas homozygotes; seule la signification génétique des aptitudes variétales est à modifier, mais celle-ci se déduit facilement du cas où les parents sont homozygotes (voir annexe 1).

Il est important de remarquer que la moyenne de la valeur en combinaison des lignées que peut donner un génotype hétérozygote est égale à la valeur en combinaison de ce génotype. En sélection, il y a donc un premier tri possible au niveau hétérozygote. Mais, comme pour la valeur en lignée, si l'objectif est la création de lignées à bonne aptitude à la combinaison, il faudrait aussi pouvoir prévoir la variance des lignées que pourrait donner ce génotype. En l'absence d'épistasie, on peut montrer (voir annexe 2) que *cette variance peut être directement prévue à partir de la variance d'aptitude à la combinaison des descendants en autofécondation de ce génotype.*

3. — *Variétés synthétiques*

En l'absence d'épistasie, comme nous l'avons déjà signalé (GALLAIS, 1975), l'aptitude à la synthèse de plus de 2 parents sera nulle et les expressions des aptitudes variétales, en fonction des effets génétiques seront les suivantes :

Pour l'aptitude variétale générale d'un parent I (A.G.S.) :

$$a_I = 2/k\ \alpha_I + 1/k^2\ (\beta_{II} - E(\beta_{II})) \qquad (5)$$

E( ) étant le symbole de l'espérance mathématique.
Cette expression est valable pour des génotypes non consanguins, ou totalement consanguins :

- Pour des parents non consanguins de génotype A_iA_j à un locus, alors,

$$\alpha_I = 1/2(\alpha_i + \alpha_j),\quad \beta_{II} = 1/2\ \beta_{ij} + 1/4(\beta_{ii} + \beta_{jj}) \quad \text{et} \quad E(\beta_{II}) = 1/2E(\beta_{ii})$$

- pour des parents homozygotes, A_iA_i alors,

$$\alpha_I = \alpha_i,\ \beta_{II} = \beta_{ii},\ E(\beta_{II}) = E(\beta_{ii})$$

Dans ce cas d'absence d'épistasie, l'A.G.S. d'un parent I, se relie directement à sa valeur en autofécondation v_I et à son A.G.C. g_I comme le montre l'expression :

$$a_I = \frac{2(k-1)}{k^2}\ g_I + 1/k^2\ v_I \qquad (6)$$

car $g_I = \alpha_I$ et en valeur centrée $v_I = 2\alpha_I + \beta_{II} - E(\beta_{II})$, ce qui redonne les résultats déjà établis à partir de la formule dite de Sewall WRIGHT (GALLAIS, 1975).

Pour l'aptitude variétale spécifique de 2 parents I et J (A.S.S.) :

En l'absence d'épistasie, l'aptitude spécifique à la synthèse de 2 parents n'est fonction que des effets de dominance et se relie donc directement à l'aptitude spécifique à la combinaison :

$$d_{IJ} = 2/k^2\ s_{IJ} = 2/k^2\ \beta_{IJ} \qquad (7)$$

En présence d'épistasie limitée au type additif × *additif*, il n'y a toujours pas d'aptitude spécifique à la synthèse entre plus de deux (k) parents et avec des parents homozygotes :

$$a_I = 2\alpha_{I/k} + 1/k^2 \{\beta_{II} - E(\beta_{II})\} + 4/k^2 (\alpha\alpha)_{II}$$
$$d_{IJ} = 2/k^2 \beta_{IJ} + 2/k^2 4(\alpha\alpha)_{IJ}$$

Dans ce cas, d'après les résultats de GALLAIS (1975) sur les formules de prévision de la valeur des variétés synthétiques, il est possible de relier l'A.G.S. pour des synthétiques à k parents à l'A.G.S. pour des variétés à 2 parents et à la valeur en autofécondation des parents :

$$a_{I/k} = \frac{4(k-1)}{k^2} a_{I/2} - \frac{k-2}{k^2} v_I \qquad (8)$$

expression qui est d'ailleurs valable même avec des parents non homozygotes; Pour l'A.S.S. :

$$d_{IJ/k} = 4/k^2 d_{IJ/2} \qquad (9)$$

L'étude des combinaisons à deux parents peut donc permettre de prévoir les aptitudes à la synthèse à plus de deux parents. Cette étude peut se réaliser à partir d'un diallèle passé en 2e (Syn 2) ou mieux en 3e génération (Syn 3).

L'introduction de l'épistasie additive × *dominance et dominance* × *dominance* va entraîner pour des k-Syn des aptitudes spécifiques à la synthèse de 2e et 3e ordre qui pourront se relier à la valeur en autofécondation des parents et aux aptitudes à la synthèse de 1er, 2e et 3e ordre respectivement pour des 2 Syn, des 3 Syn et des 4 Syn. Mais, les deux dernières aptitudes étant difficiles à obtenir cela signifie que les effets d'épistasie autres que additif × additif ne pourront pas être considérés par le sélectionneur. De toute façon ces effets ne contribuent que peu au progrès génétique, puisque dans la variance entre variétés synthétiques, ils sont affectés d'un coefficient très faible proportionnel à $(1/k)^s$, s étant le nombre de gènes en cause dans l'interaction (GALLAIS, 1974); de plus les résultats expérimentaux connus ne montrent pas une grande importance des variances d'interactions d'ordre élevé.

La moyenne de la valeur en synthèse des lignées que peut donner un génotype hétérozygote peut être prévue par l'aptitude générale à la combinaison de ce génotype et sa valeur en lignée. Mais il faudrait aussi pouvoir prévoir la variance de l'A.G.S. des lignées que donnerait ce génotype. Nous n'avons pas abordé ce problème : il est en effet actuellement assez rare de développer des lignées homozygotes pour la création de variétés synthétiques, bien que cela augmenterait les chances d'obtenir de bonnes variétés.

Expression du progrès génétique au niveau des variétés

1. — *Prévision de la valeur des meilleures variétés dérivables d'une population*

A partir d'une génération P_n de l'amélioration d'une population, le sélectionneur peut envisager la création de variétés d'un type V. Pour cela (GALLAIS, 1977), il dispose de deux catégories d'opérateurs de transformation (fig. 1) :

— l'opérateur test $\mathcal{T}_v$, avec ou sans une transformation des arrangements

géniques (par consanguinité par exemple), dans le but d'apprécier, selon certains critères, la valeur des génotypes candidats à la création de variétés;

— l'opérateur « création variétale », $\mathcal{M}_v$ c'est-à-dire la reproduction d'un groupe de génotypes (éventuellement un seul) selon le système de croisement conduisant au type de variété recherché.

Si, à partir d'une population illimitée toutes les variétés du type V étaient réalisées, la moyenne V_n^* des variétés aprés sélection serait par application des principes de prédiction linéaire

$$V_n^* = V_n + \frac{S \operatorname{cov} \mathcal{C}_v(G)\, \mathcal{M}_v(G)}{\operatorname{var} \mathcal{C}_v(P)} \qquad (10)$$

V_n représentant la moyenne des variétés obtenues sans sélection par application des opérateurs $\mathcal{C}_v$ et $\mathcal{M}_v$;

S est une différentielle de sélection théorique; *cov* signifie covariance et *var* signifie variance;

$\mathcal{C}_v(G)$, $\mathcal{C}_v(P)$] est la valeur prévue (génotypique, phénotypique) de la variété selon le système de test $\mathcal{C}_v$;

$\mathcal{M}_v(G)$ est la valeur de la descendance du groupe des génotypes parents, selon le système de reproduction $\mathcal{M}_v$. $\mathcal{M}_v(G)$ représente donc la vraie valeur de la variété.

La valeur des meilleures variétés qu'il est possible de tirer d'une population dépend donc de deux facteurs essentiels, d'une part de la valeur moyenne en combinaison variétale après transformation des individus de la population (V_n) et d'autre part de l'efficacité du tri pour la valeur en combinaison variétale intra-population. Dans le cadre de cet article, nous resterons a un niveau assez général, sans examen du cas particulier de chaque type de variété.

Pour maximiser l'efficacité du tri, il faut rendre maximum le rapport de la covariance cov $\mathcal{C}_v\mathcal{M}_v$ (entre la valeur des génotypes selon le système de test $\mathcal{C}_v$ et la valeur de leur descendance selon le système $\mathcal{M}_v$) à la variance phénotypique var $\mathcal{C}_v$ de la valeur des génotypes selon le système de test $\mathcal{C}_v$. Il y a donc d'abord une action possible au niveau de la variance phénotypique en limitant l'erreur expérimentale et en contrôlant les interactions génotype × milieu. Mais, il faut aussi choisir l'opérateur test le mieux adapté à la situation. Le problème est de savoir s'il peut exister un opérateur test $\mathcal{C}_v$ différent de $\mathcal{M}_v$ et conduisant à un progrès génétique supérieur. Il doit alors être tel qu'il soit en forte corrélation génétique avec la valeur en combinaison variétale et moins affecté par le milieu que cette valeur. Si cette situation n'est pas réalisée, ou dans le cas d'une faible influence du milieu, le système de reproduction de l'opérateur $\mathcal{C}_v$ doit alors tendre vers celui de l'opérateur $\mathcal{M}_v$, c'est-à-dire qu'il faudrait apprécier la valeur des candidats à la création variétale selon un système de croisement le plus proche possible de celui de la création variétale. Dans ce cas, la valeur des meilleures variétés qu'il sera possible de tirer de la population aura alors pour expression :

$$V_n^* = V_n + S \frac{\operatorname{var} \mathcal{M}_v(G)}{\operatorname{var} \mathcal{M}_v(P)} \qquad (11)$$

La quantité var $\mathcal{M}_v(G)$ /var $\mathcal{M}_v(P)$ représente ce que l'on peut appeler *l'héritabilité entre variétés* (au sens large).

Cependant, dans le cas d'une variété à plusieurs parents (k), en limitant les interactions entre parents au degré $i - 1$, [$1 \leqslant i \leqslant k - 1$], il ne sera pas utile

de réaliser les combinaisons à plus de i parents, celles-ci pouvant être prévues par les combinaisons à i parents. D'une façon plus générale, montrant la contribution de chaque type d'aptitude variétale, l'expression (11) peut s'écrire :

$$V_n^* = V_n + S(\sigma_a^2 + \sigma_d^2 + \sigma_t^2 + \sigma_q^2 + \ldots)/{}_v\sigma_p^2 \qquad (12)$$

σ_θ^2, avec $\theta = a, d, t, q$, représentant la variance génétique des aptitudes variétales respectivement à 1, 2, 3, 4... parents;

${}_v\sigma_p^2$ représente la variance phénotypique entre variétés dans le système d'étude.

Avec des hypothèses sur les effets génétiques, il sera d'ailleurs possible de développer des prédicteurs permettant d'estimer $\mathcal{M}_v(G)$ sans réaliser les combinaisons variétales, ou en limitant le degré de celles-ci, (en faisant éventuellement appel à des systèmes de croisement différents de ceux utilisés pour la création du type de variétés). La sélection pour la valeur en combinaison variétale sera ainsi facilitée. Une série de prédicteurs particuliers pour les variétés synthétiques diploïdes ou autotétraploides (GALLAIS, 1975) et pour les variétés hybrides autopolyploïdes (GALLAIS, 1977) a été développée. L'efficacité de ces prédicteurs peut être étudiée *a priori*. Une telle approche a été réalisée pour les variétés hybrides par COCKERHAM (1961) et pour les variétés synthétiques diploïdes par GALLAIS (1975). Cela revient à utiliser un index de sélection pour la valeur en combinaison variétale. Cependant il reste à résoudre le problème de la détection avant transformation des plantes dont les descendants selon un certain système de transformation (reproduction en consanguinité par exemple) donneront les meilleures variétés. Nous avons déjà abordé ce problème, pour quelques cas particuliers. Il apparaît que sous certaines hypothèses génétiques, les valeurs en combinaisons variétales de génotypes hétérozygotes permettent de prévoir les valeurs en combinaisons variétales des lignées qui pourront être dérivées de ces génotypes. De plus, en combinant cette prévision à l'étude des variances et covariances des premières générations de consanguinité, il sera possible de prévoir les génotypes qui donneront les meilleures lignées (soit pour leur valeur propre, leur valeur en combinaison ou leur valeur en synthèse).

2. — *Progrès en valeur variétale au cours des cycles de sélection récurrente*

La valeur moyenne des variétés qu'il est possible de dériver d'une population, peut s'écrire par application des principes de prédiction linéaire (fig. 1) :

$$V_{n+1} = V_{n,1} + S\theta \frac{\text{cov } \mathcal{C}_v(G)\, \mathcal{M}_{pv}(G)}{\text{var } \mathcal{C}_v(P)} \qquad (13)$$

G représentant une unité sélectionnée (un individu en sélection individuelle), $\mathcal{C}_v(G)$ [$\mathcal{C}_v(P)$] est la valeur phénotypique (génotypique) d'un individu selon le système de test $\mathcal{C}_v$.

$\mathcal{M}_{pv}(G)$ est en fait le produit de deux opérateurs $\mathcal{M}_{p*}\mathcal{M}_v$, $\mathcal{M}_p$ représentant l'opérateur passage à la génération suivante et $\mathcal{M}_v$ l'opérateur création de variétés à partir de cette génération;

$V_{n,1}$ est la moyenne des variétés qui serait obtenue par application de l'opérateur produit $\mathcal{M}_{pv}$, à la génération P_n, sans sélection;

θ est le nombre de tests auxquels peut être reliée une variété.

Le progrès sur la valeur variétale de la population est donc :

$$V_{n+1} - V_n = (V_{n,1} - V_n) + S\theta \frac{\text{cov } \mathcal{C}_v(G)\, \mathcal{M}_{pv}(G)}{\text{var } \mathcal{C}_v(P)} \qquad (14)$$

c'est-à-dire qu'il y a deux parties, l'une correspondant à l'effet sur la moyenne, en *l'absence de sélection* des systèmes de reproduction utilisés pour produire la variété, l'autre correspondant à l'effet de la sélection proprement dit. Cette formule est tout à fait analogue à celle donnée par GALLAIS (1975) pour la valeur propre d'une population sous sélection récurrente, mais il s'agit ici de la valeur moyenne des variétés qu'elle peut donner.

Comme pour la création variétale directe à partir d'une population P_n, pour maximiser le progrès génétique, il est possible d'agir d'une part au niveau de la variance phénotypique de la valeur des génotypes sélectionnées selon le système de test $\mathcal{C}_p$, en limitant l'erreur expérimentale et en contrôlant les interactions génotype × milieu et d'autre part au niveau de la nature du système de test. En l'absence d'effet « milieu », il est évident que la sélection sera la plus efficace lorsque le système de reproduction utilisé au niveau de l'opérateur test des unités après transformation, sera identique au système de reproduction utilisé pour produire la variété, c'est-à-dire lorsque les unités seront sélectionnées sur la base de leur aptitude générale variétale. Mais, en présence d'effet « milieu », il peut exister un critère de test en bonne relation génétique avec l'aptitude générale variétale, moins influencé par le milieu que celle-ci et permettant un progrès génétique supérieur. Il suffit que soit réalisée la condition :

$$\frac{\text{cov } \mathcal{C}_p(G)\, \mathcal{M}_{pv}(G)}{\sqrt{\text{var } \mathcal{M}_p(P)}} > \frac{\text{cov } \mathcal{M}_v(G)\, \mathcal{M}_{pv}(G)}{\sqrt{\text{var } \mathcal{M}_v(P)}}$$

cov $\mathcal{M}_v(G)\, \mathcal{M}_{pv}(G)$ est l'équivalent d'une covariance parent-enfant, définie pour la valeur variétale; elle peut se décomposer pour les diploïdes en variances d'additivité et d'épistasie additive × additive; c'est une quantité nécessairement positive, alors que cov $\mathcal{C}_p(G)\, \mathcal{M}_{pv}(G)$ ne le sera pas toujours).

Mais, même dans le cas où le critère de test ne sera pas la valeur variétale générale, le but reste toujours l'amélioration de la valeur variétale générale. La situation est comparable à celle des schémas de sélection récurrente classique qui visent tous en fait à améliorer l'aptitude générale à la combinaison de la population; or, la sélection sur cette aptitude n'est pas nécessairement le schéma le plus efficace (GALLAIS, 1977). Ce qui est important, c'est de définir au niveau de la population le critère sur lequel il faut progresser selon le type de variété à développer. Pour développer des variétés hybrides simples, il faut progresser sur la valeur en combinaison hybride, c'est-à-dire sur l'aptitude générale à la combinaison; pour des variétés synthétiques, il faut considérer l'aptitude générale à la synthèse, et pour la création de lignées, la valeur générale en lignée. Il reste alors à rechercher les meilleurs prédicteurs possibles de la valeur générale en combinaison variétale. Le fait que l'aptitude variétale générale d'un génotype hétérozygote prévoit sous certaines hypothèses génétiques, la valeur moyenne des aptitudes générales variétales des lignées qui pourront être tirées de ce génotype, permet de localiser la recherche de ces prédicteurs au niveau de la population non consanguine.

La sélection récurrente intra-population ne permet d'utiliser que la variabilité de l'aptitude générale à la combinaison variétale, alors qu'au niveau de la sélection entre variétés à partir d'une population toutes les variances d'aptitudes variétales contribuent au progrès génétique. Si les aptitudes spécifiques à la combinaison

variétale sont importantes, pour les utiliser en sélection récurrente, il faudra envisager la sélection de plusieurs populations, chaque population étant améliorée pour sa valeur en combinaison variétale avec les autres populations.

Schémas de sélection récurrente pour améliorer les valeurs variétales

1. — *Amélioration de la valeur en lignée*

Avec la maîtrise de l'haplo-diploïdisation (GALLAIS, 1978), il sera possible d'améliorer l'aptitude d'une population à donner de bonnes lignées par l'introduction du critère valeur en lignée dans une sélection récurrente : les génotypes ayant la meilleure valeur en lignée seront intercroisés pour former la génération suivante. Sans maîtrise de l'haplo-diploïdisation, il sera possible d'effectuer une sélection récurrente sur un index de la valeur en autofécondation et de la valeur clonale (index dont l'index de base est donné par l'expression (4))

2. — *Amélioration de la valeur en combinaison hybride*

Nous n'envisagerons ici que l'amélioration de la valeur variétale, c'est-à-dire de la valeur dans différents types de croisements. Pour améliorer *la valeur commerciale* des hybrides (diminuer leur coût de production), il serait possible d'introduire en plus, dans tous les schémas envisagés, la valeur en autofécondation (GALLAIS, 1977).

a) *Cas des hybrides simples*

L'amélioration pour l'aptitude générale à la combinaison, intrapopulation est bien connue. Une façon d'améliorer à la fois les aptitudes variétales générales et spécifiques (A.S.C.) est le schéma de sélection récurrente réciproque proposé par COMSTOCK et ROBINSON en 1949. C'est la valeur variétale combinée de 2 parents qui est ainsi améliorée.

b) *Hybrides trois voies*

Généralisant le principe de sélection récurrente réciproque, nous proposons un schéma susceptible d'améliorer la valeur variétale combinée de 3 parents dans une combinaison de type (AB) C. On réalise d'abord des croisements A × B (avec autofécondation simultanée de A et B s'il s'agit de plantes non pérennes) pour produire des familles de demi-frères ou de pleins frères, et ces familles (AB) sont alors croisées aux plantes retenues en C (elles mêmes autofécondées si nécessaire pour leur conservation). *Les tests de descendances portent alors sur les familles* (*AB*) C. On ne retiendra dans chaque population que les parents des meilleurs croisements. Ceux-ci (leurs autofécondations) seront alors intercroisés pour produire

la génération suivante. Ce schéma ne se justifie que si l'hybride trois voies présente en lui-même un avantage par rapport à l'hybride simple. Sinon on pourrait envisager de sélectionner directement C par rapport à A d'une part et à B d'autre part.

c) *Hybrides doubles*

Le schéma proposé pour les hybrides trois voies se généralise sans problème aux hybrides doubles dans le but d'améliorer la valeur variétale combinée de 4 populations A, B, C, D, dans une combinaison du type (AB) (CD). Des familles de pleins frères ou de demi-frères (A × B) et (C × D) sont produites, avec autofécondation simultanée des plantes retenues s'il s'agit de plantes non pérennes. Les tests de descendance portent alors sur les familles (AB) (CD). On ne retient pour chaque population que les parents des meilleurs croisements; ceux-ci sont alors intercroisés pour produire la génération suivante (fig. 2).

Population A_n	Population B_n	Population C_n	Population D_n
Sélection phénotypique de 200 plantes	Sélection phénotypique de 200 plantes	Sélection phénotypique de 200 plantes	Sélection phénotypique de 200 plantes
croisement par paires(1) A × B 200 paires Conservation plantes mères(2)		croisement par paires (1) C × D 200 paires Conservation plantes mères(2)	
	Croisement par paires(1) des familles AB et CD AB × CD		
	Test des descendances Sélection des 30 meilleures par population		
Intercroisement des 30 plantes mères retenues	Intercroisement des 30 plantes mères retenues	Intercroisement des 30 plantes mères retenues	Intercroisement des 30 plantes mères retenues
A_{n+1}	B_{n+1}	C_{n+1}	D_{n+1}

(1) Au lieu de croisements par paires, pour former des familles de pleins frères, il est possible de faire les croisements selon un plan top cross, formant ainsi des familles de demi-frères.

(2) conservation par multiplication végétative si possible (plante pérenne), ou par autofécondation s'il s'agit d'une plante annuelle.

Un cycle de sélection représente 4 générations. Pour une plante annuelle, avec possibilité de 2 générations par an, le cycle ne durera que 2 ans.

FIG. 2. — *Schéma d'une sélection récurrente réciproque à 4 populations*

Soit 4 populations A, B, C, D. Le but est d'améliorer la valeur de la combinaison (AB) (CD), l'état hybride double présentant en lui-même un avantage par rapport à l'état hybride simple.

Remarque : Sur l'utilité d'améliorer la valeur en combinaison hybride trois voies et hybride double.

En l'absence d'effet combiné d'épistasie — déséquilibre de linkage, la meilleure variété hybride *chez les diploïdes* est la variété hybride simple. C'est ce type de variété qui exploitera le mieux le phénomène d'hétérosis. Alors il semble qu'il vaut mieux avoir recours au schéma de sélection récurrente réciproque à 2 populations, en y ajoutant la valeur en autofécondation, pour augmenter la valeur propre des lignées qu'il sera possible de tirer.

Cependant, les schémas proposés pour l'amélioration de la valeur en combinaison hybride trois voies et hybride double peuvent se justifier pour plusieurs raisons :

— si chez les diploïdes la sélection réciproque à deux populations est la plus efficace à long terme, par contre à relativement plus court terme, la sélection réciproque à 3 et 4 populations peut permettre un *meilleur compromis* entre *coût de production de l'hybride* et sa *propre performance*;

— la sélection récurrente réciproque à 2 populations se justifie déjà, par rapport à la sélection récurrente intrapopulation pour *limiter les risques de dérive, de perte de variabilité*; ces risques seront encore plus limités avec la sélection réciproque à 3 et 4 populations; cependant dans ce but d'autres schémas seraient possibles;

— enfin la sélection pour la valeur en combinaison hybride trois voies et hybride double peut se justifier pour des *raisons génétiques* : pour les diploïdes s'il y a des effets combinés épistasie — déséquilibre de linkage et surtout *chez les autopolyploïdes*, c'est la façon la plus rationnelle d'utiliser la variabilité des interactions entre plus de 2 allèles. Il pourrait aussi exister des situations, quel que soit le niveau de ploïdie, où par l'existence d'interactions entre génotypes différents, l'état trois voies ou quatre voies apporterait un avantage qu'il serait impossible de fixer au niveau d'un hybride simple.

3. — *Amélioration des aptitudes à la synthèse*

Avec une sélection récurrente sur une seule population, il n'est possible d'améliorer que l'aptitude variétale générale en prenant comme critère un index, dépendant du nombre de parents avec lequel les variétés seront développées, de la valeur en autofécondation et de l'A.G.C. Mais, avec plusieurs populations (2,3...), comme nous l'avons déjà suggéré (GALLAIS, 1975), il doit être possible d'améliorer la valeur variétale combinée de 2, 3... parents.

Avec deux populations A et B par exemple, nous proposons alors d'avoir pour chaque plante i retenue dans une population, 3 types de descendances : leur autofécondation, de valeur v_i, le test de son A.G.C. intra-population ($_{AA}g_i$ ou $_{BB}g_i$) et sa valeur en combinaison par rapport à l'autre population ($_{AB}g_i$ ou $_{BA}g_i$). Avec p parents retenus par population, la valeur variétale d'un parent de la population A sera alors :

$$\frac{1}{2p}\,{}_{A}v_i + \frac{p-1}{2p}\,{}_{AA}g_i + {}_{AB}g_i \qquad (15)$$

Cet index n'est strictement valable qu'en l'absence d'épistasie; il serait possible de le développer en tenant compte par exemple de l'épistasie additive × additive, mais ce premier index peut déjà être très efficace. Nous avons en effet déjà signalé que les épistasies de type additif × dominance et dominance × dominance ne contribuent que peu au progrès génétique.

Conclusions

Le concept de valeur variétale d'un ou de plusieurs génotypes doit permettre d'aborder la théorie de la création variétale de façon très générale. Des conséquences en sont attendues à deux niveaux. Pour la sélection récurrente, visant à améliorer le matériel de base pour son aptitude à donner de bonnes variétés, il permet de préciser la nature des critères d'évaluation des génotypes. Pour le développement de variétés, la connaissance de la valeur variétale générale et de la valeur variétale spécifique de 2, 3 parents peut éviter de faire toutes les combinaisons variétales. Un premier tri pourra être réalisé sur la base de la valeur variétale générale, celle qui est la plus facile à améliorer par sélection récurrente, le test des valeurs variétales spécifiques à 2 parents (encore possibles à réaliser) n'intervenant que sur un nombre plus restreint de parents. Le test des valeurs variétales à plus de 2 parents (3 et 4) pourra être envisagé sur un nombre très restreint de parents pour les variétés hybrides. Il semble se justifier beaucoup moins pour les variétés synthétiques.

Le problème est de trouver des prédicteurs de la valeur variétale accessibles au sélectionneur, plus accessibles que la valeur variétale elle-même. Ainsi, dans le cas de variétés synthétiques, en l'absence d'épistasie, l'aptitude générale à la synthèse peut se relier à la valeur en autofécondation et à l'A.G.C.; avec épistasie limitée au type additive × additive, les aptitudes à la synthèse pour les k-Syn se relient aux aptitudes à la synthèse pour des 2-Syn et à la valeur en autofécondation. Une autre voie, conduisant peut-être à mieux utiliser les aptitudes variétales à plus de deux parents, que le tri sur un nombre de plus en plus réduit de parents au fur et à mesure de l'augmentation de l'ordre de l'aptitude variétale spécifique, est d'appliquer une sélection récurrente réciproque à deux ou plus de deux populations, si les effets génétiques selon le niveau de ploïdie le justifient.

Reçu pour publication en novembre 1977.

Summary

Population improvement, breeding methods and creation of varieties

II. — Concept of genotypic varietal ability and consequences for recurrent selection

Extending concepts of combining ability for hybrids and of synthesizing ability for synthetics, we introduce at the population level the concept of varietal ability of a group of parents for a given type of variety. The general varietal ability of a genotype is the expectation of all varieties of the type considered with this genotype. Specific varietal abilities of different order (one, two, three...) are defined as interactions of first, second, third... order. Cases of the different types of hybrids (single crosses, three way crosses, double crosses) and of synthetics are mainly discussed. For three way and double crosses, it is possible to introduce the effect of order of the parents in the varietal ability.

We also introduced the line ability of a genotype, defined as the expected value of all lines which can be derived from it. This concept will be more and more considered with the control of the haplo-diploidization technics. Restricting epistasis to the additive × additive × additive × ... type, we proposed an index of the S_1 value and of the individual value of a genotype wich predicted its line ability.

The genetic meaning of varietal abilities are given in terms of genetic effects : additivity, dominance and epistasis restricted to pairs of loci. Restricting interactions between genes — alleles or non alleles — to the first order suppresses specific varietal abilities greater than the first order. In this situation, general synthesizing ability for *k*-Syn depends on the general synthesizing ability for 2-Syn and on the S_1 value of the considered genotype, and the specific varietal ability of two parents is strictly dependent of the specific varietal ability for 2-Syn. Without any type of epistasis, general synthesizing ability of a genotype is dependent of its general combining ability and of its S_1 value, and specific varietal ability is strictly dependent of the specific combining ability.

In order to develop hybrids or synthetics from lines, it is possible to predict the ability of a heterozygous genotype to give lines with good general varietal ability, i.e., from varietal ability of a heterozygous genotype it is possible to predict the mean of varietal abilities of all lines which can be derived from it. With some genetic assumptions, e.g. no epistasis, it appears also possible to predict the variance among such lines. As an example, the variance of general combining abilities of lines which can be derived from a heterozygous genotype can be predict by twice the variance of general combining abilities of plants obtained by self fertilization (S_1 or F_2) of the genotype.

A general expression of the genetic advance in the varietal value of a population is given. The genetic advance at the level of varietal development depends on the varietal value of the population, i.e., the mean of all varieties of the considered type, and of the variance within the population. To maximize the varietal value of a population, the criterion of test under recurrent selection must be adapted to the type of variety which will be developed, e.g., general combining ability for hybrids, general synthesizing ability for synthetics. To develop a variety from a population, the criterion of test must be also adapted to the type of variety; at this level it will be possible to use specific varietal abilities. However, in both cases, population improvement and varietal development, it will be very efficient to use prediction equations of varietal abilities.

Within population improvement only affect the general varietal ability. In the presence of strong specific varietal abilities new schemes of recurrent selection could be developed. For synthetics, we suggest a breeding procedure with two populations, equivalent to reciprocal recurrent selection, with selection of genotypes according to an index of combining abilities inter and intra population and of S_1 value. Specific varietal ability of more than 2 parents will be difficult to use, and their contribution to the genetic advance is low. For hybrids in order to have a better use of specific varietal abilities of 3 and 4 parents in three way and double crosses, we propose a three way and a four way reciprocal recurrent selection. In autopolyploids, such breeding procedures will allow the best use of interactions between more than two alleles. They also appear very efficient for diploids from some practical considerations, but also from some genetic situations, e.g. with interactions among genotypes, where genetic advantages of three or four way crosses cannot be fixed at the level of single crosses.

Références bibliographiques

BUSBICE T. H., GURGIS R. Y., 1974. Methods of breeding forage varieties based on the coefficient of inbreeding. *Proc.* **12**th *intern. Grassl. Congress*, Moscow.

BUSBICE T. H., GURGIS R. Y., 1976. Evaluating parents and predicting performance of synthetic alfalfa varieties. *USDA. Bull., ARC*, S, 130, 23 p.

COMSTOCK R. E., ROBINSON H. F., HARVEY P. H., 1949. A breeding procedure designed to make maximum use of both general and specific combining ability. *Agron. J.*, **41**, 360-367.

DEMARLY Y., 1975. Anther and pollen culture for production of haploids. Their utilization in plant breeding. In *Ploidy in fodder plants*. NUESCH B. (ed.) *Eucarpia, Rep. Meet. fodder crops section*, Zurich, 23-25 april 1975, 142-154.

EBERHART S. A., 1964. Theoretical relations among single, three way and double cross hybrids. *Biometrics*, **20**, 522-539.

GALLAIS A., 1974. Selection among synthetics. *Theor. appl. Genet.*, **44** 24-30.

GALLAIS A., 1974. La formation des lignées chez les plantes allogames diploïdes. *Colloque du Département Amélior. Plantes*, Lusignan, Oct. 1974. *T.D.R.* (*) (à paraître).

(*) TDR, Bulletin de liaison interne du Département de Génétique et d'Amélioration des Plantes de l'I.N.R.A., à circulation restreinte; une copie de l'article cité peut être obtenue en s'adressant au Département de Génétique et d'Amélioration des Plantes, 11, rue Jean Nicot, 75007 Paris, ou à l'auteur.

GALLAIS A., 1975. Prévision de la vigueur et sélection des parents d'une variété synthétique. *Ann. Amélior. Plantes*, **25**, 233-261.

GALLAIS A., 1977. Amélioration des populations, méthodes de sélection et création de variétés. I. Synthèse et éléments généraux pour la sélection intra-population. *Ann. Amélior. Plantes*, **27**, 281-329.

HILL R. R., Jr., 1966. Designs to estimate effects of clone substitution in Alfalfa synthetics, *Crop Sci.*, **6**, 471-473.

HILL R. R., Jr, LEATH K. T., ZEIDERS K. E., 1972. Combining ability among four clone Alfalfa synthetics. *Crop Sci.*, **12**, 627-630.

KEMPTHORNE O., 1957. *An introduction to genetic statistics*. J. Wiley and Sons, 545 p.

RAWLINGS J. O., COCKERHAM C. C., 1962. Triallel analysis. *Crop Sci.*, **2**, 228-231.

RAWLINGS J. O., COOKERHAM C. C., 1962. Analysis of double cross hybrid populations. *Biometrics*, **18**, 229-244.

SCHNELL F. W., 1975. Type of variety and average performance in hybrid maize. *Z. Pflanzenzüchtung*, **76**, 177-188.

WRIGHT A. J., 1973. The selection of parents for synthetic varieties of outbreeding diploid crops. *Theor. appl. Genet.*, **43**, 79-82.

WRIGHT A. J., 1974. A genetic theory of general varietal ability for diploid crops. *Theor. appl. Genet.*, **45**, 163-169.

Annexe 1

TABLEAU I

Signification génétique des aptitudes variétales des 3 types de variétés hybrides, dans le cas d'épistasie limitée à deux loci. Pour simplifier la notation, tout en la laissant explicite, un gène a été représenté par une lettre a, b, c, d (selon qu'il provient des parents A, B, C, D) *affectée de l'indice 1 ou 2 pour la classe d'homologie (locus) des gènes, et la sommation sur l'ensemble des paires de loci n'a pas été représentée.*

Aptitude variétale	Position des parents	Signification génétique
Hybride simples :		
A.G.C.	(A–)	$\alpha_{a_1} + \alpha_{a_2} + (\alpha\alpha)_{a_1a_2}$
A.S.C.	AB	$\beta_{a_1b_1} + \beta_{a_2b_2} + (\alpha\alpha)_{a_1b_2} + (\alpha\alpha)_{b_1a_2} + (\beta\alpha)_{a_1b_1a_2} + (\beta\alpha)_{a_1b_1b_2} + (\alpha\beta)_{a_1a_2b_2} + (\alpha\beta)_{b_1a_2b_2}$ $+ (\beta\beta)_{a_1b_1a_2b_2}$
Hybride trois voies :		
A.V.G.	A(– –)	$\alpha_{a_1} + \alpha_{a_2} + (\alpha\alpha)_{a_1a_2}$
	–(A –)	$1/2(\alpha_{a_1} + \alpha_{a_2}) + 1/4(\alpha\alpha)_{a_1a_2}$
A.V.S. 2 parents	A(B–)	$1/2\,(\beta_{a_1b_1} + \beta_{a_2b_2}) + 1/2\,[(\alpha\alpha)_{a_1b_2} + (\alpha\alpha)_{b_1a_2}] + 1/2\,[(\beta\alpha)_{a_1b_1a_2} + (\beta\alpha)_{a_1a_2b_2}]$ $+ 1/4\,[(\beta\alpha)_{a_1b_1b_2} + (\alpha\beta)_{b_1a_2b_2}] + 1/4(\beta\beta)_{a_1b_1a_2b_2}$
	–(AB)	$1/4\,[(\alpha\alpha)_{a_1b_2} + (\alpha\alpha)_{b_1a_2}]$
A.V.S. 3 parents	A(BC)	$1/4[(\beta\alpha)_{a_1b_1c_2} + (\beta\alpha)_{a_1c_1b_2} + (\alpha\beta)_{b_1a_2c_2} + (\alpha\beta)_{c_1a_2b_2}] + 1/4\,[(\beta\beta)_{a_1b_1a_2c_2} + (\beta\beta)_{a_1c_1a_2b_2}]$
Hybride double :		
A.V.G.	(A–)(– –)	$1/2\,(\alpha_{a_1} + \alpha_{a_2}) + 1/4\,(\alpha\alpha)_{a_1a_2}$
A.V.S. 2 parents	(AB) – –	$1/4\,[(\alpha\alpha)_{a_1b_2} + (\alpha\alpha)_{b_1a_2}]$
	(A–)(B–)	$1/4\,[(\beta_{a_1b_1} + \beta_{a_2b_2}] + 1/4\,[(\alpha\alpha)_{a_1b_2} + (\alpha\alpha)_{b_1a_2}] + 1/8\,[(\alpha\beta)_{b_1a_2b_2} + (\alpha\beta)_{a_1a_2b_2} + (\beta\alpha)_{a_1b_1a_2}$ $+ (\beta\alpha)_{a_1b_1b_2}] + 1/16\,(\beta\beta)_{a_1b_1a_2b_2}$
A.V.S. 3 parents	(A–)(BC)	$1/8\,[(\beta\alpha)_{a_1b_1c_2} + (\beta\alpha)_{a_1c_1b_2} + (\beta\alpha)_{b_1a_2c_2} + (\alpha\beta)_{c_1a_2b_2}] + 1/16\,[(\beta\beta)_{a_1b_1a_2c_2} + (\beta\beta)_{a_1c_1a_2b_2}]$
A.V.S. 4 parents	(AB)(CD)	$1/16\,[(\beta\beta)_{a_1b_1c_2a_2} + (\beta\beta)_{a_1d_1b_2c_2} + (\beta\beta)_{b_1c_1a_2d_2} + (\beta\beta)_{c_1d_1a_2b_2}]$

Pour adapter ces expressions à la situation ou les parents utilisés sont hétérozygotes (F = o), il suffit de considérer chaque paramètre comme une moyenne, avec 2 facteurs i et j, les allèles, pour les gènes homologues venant d'un même parent. Ainsi α_{a_1} devrait être remplacé par $1/2\,(\alpha_{a_{i_1}} + \alpha_{a_{j_2}})$, $(\alpha\alpha)_{a_1a_2}$ par

$$1/4\,[(\alpha\alpha)_{a_{i_1}a_{i_2}} + (\alpha\alpha)_{a_{i_1}a_{j_2}} + (\alpha\alpha)_{a_{j_1}a_{i_2}} + (\alpha\alpha)_{a_{j_1}a_{j_2}}],\ \text{etc...}$$

Annexe 2

Prévision de la variance de l'aptitude à la combinaison des lignées que peut donner un génotype hétérozygote à partir de la variance d'aptitude à la combinaison de ses descendants en autofécondation

Considérons un génotype A_iA_j; soit α_i et α_j les effets additifs associés à A_i et A_j. La variance $\sigma^2_{L_g}$ de l'aptitude à la combinaison des lignées (A_iA_i et A_jA_j) qu'il peut donner est :

$$\sigma^2_{L_g} = 1/2\alpha_i^2 + 1/2\alpha_j^2 - 1/4(\alpha_i + \alpha_j)^2 = 1/4(\alpha_i - \alpha_j)^2$$

Le fait de considérer plusieurs loci, en l'absence d'épistasie, ne change pas ce résultat, il suffit de sommer sur l'ensemble des loci.

La variance $\sigma^2_{S_g}$ d'aptitude à la combinaison des descendants par autofécondation de ce génotype est :

$$\sigma^2_{S_g} = 1/4\alpha_i^2 + 1/8(\alpha_i + \alpha_j)^2 + 1/4\alpha_j^2 - 1/4(\alpha_i + \alpha_j)^2 = 1/8(\alpha_i - \alpha_j)^2$$

d'où :

$$\sigma^2_{L_g} = 2\ \sigma^2_{S_g}$$

Si le génotype est représenté par une F_1 de 2 lignées, alors :

$$\sigma^2_{L_g} = 2\ \sigma^2_{F_{2g}}$$

Ann. Amélior. Plantes, 1978, **28** (3), 289-307.

Variabilité chez une espèce tétraploïde : analyse isoenzymatique et biométrique du pollen de quelques familles apparentées de Luzerne

D. de VIENNE(*)

avec la collaboration technique d'Aline HARDY

Laboratoire de Zoologie,
École normale supérieure,
46, rue d'Ulm, 75230 Paris Cedex 05

Résumé

Le pollen de 23 familles de Luzerne, apparentées et de degrés de consanguinité divers, a été étudié sous deux aspects. D'une part, les isoenzymes des estérases, de la leucine aminopeptidase, des phosphatases acides « rapides » et « lentes » ont été analysées et se sont révélées extrêmement variables. D'autre part, des mesures biométriques, *in vivo* comme *in vitro*, ont permis d'apprécier la valeur des divers pollens.

Les calculs effectués ont montré que les variables enzymatiques discriminaient bien mieux les familles que les variables biométriques. Par ailleurs, ces deux types de variables ne semblent pas présenter entre elles de relations autre que celles expliquées par le facteur commun consanguinité, bien que les enzymes étudiées jouent probablement un rôle important dans la germination. Il est enfin ressorti de diverses analyses que la variabilité enzymatique intra-famille diminuait avec la consanguinité, tandis que la variabilité inter-familles augmentait; de plus, avec la consanguinité, le nombre moyen de bandes par familles a tendance à diminuer. Le déterminisme génétique de ces isoenzymes est probablement simple.

I. — Introduction

Depuis les travaux de LEWONTIN et HUBBY (1966) et JOHNSON *et al.* (1966), l'utilisation des isoenzymes pour l'étude de la variabilité génétique des populations s'est, en majeure partie, développée sur les animaux. De telles recherches dans le règne végétal mériteraient pourtant d'être menées au-delà des études, comparativement très rares, d'auteurs comme MARSHALL et ALLARD (1970), CLEGG et ALLARD

(*) Adresse actuelle : Laboratoire d'Amélioration des Plantes. Université de Paris-Sud. 91405 Orsay Cedex.

(1972), CLEGG, ALLARD et KAHLER (1972), LEVIN, HOWLAND et STEINER (1972) etc... : la sédentarité des végétaux, l'existence possible et fréquente de la polyploïdie, la variété des régimes de reproduction conduiront certainement à des modèles très originaux de dynamique des populations.

Dans cet esprit, la Luzerne (*Medicago sativa L.*) constitue un matériel de choix : elle est autotétraploïde et de nombreux mécanismes favorisent l'allogamie sans toutefois rendre impossible l'autofécondation. La consanguinité qui résulte de l'autofécondation forcée affecte la fertilité, et notamment la fertilité pollinique; il était donc intéressant d'étudier la diversité enzymatique du pollen provenant de familles de divers degrés de consanguinité, en liaison avec un certain nombre de caractéristiques biométriques de ce pollen, et avec l'autofertilité.

Analyser les enzymes du pollen présente, par ailleurs, bien des avantages, dont certains dépassent largement l'étude de la Luzerne. En premier lieu, le pollen possède une structure génétique plus simple que celle de la plante mère, puisque la méiose a supprimé la possibilité de nombreuses interactions entre gènes; ainsi, les comparaisons de populations, de familles, de degrés de consanguinité, ou encore les travaux de génétique formelle, seront-ils facilités (LEE et FAIRBROTHERS, 1969; SAITO, 1970; PAYNE et FAIRBROTHERS, 1973). Par ailleurs, l'étude de la sélection gamétophytique pourrait en principe être abordée par la comparaison des structures génétiques du pollen à des générations différentes. Enfin, travailler sur le pollen assure d'une meilleure reproductibilité des résultats : son état physiologique est bien précis, et des variations dues à l'âge ou au degré de différenciation sont improbables.

Dans ce travail, les analyses effectuées à partir des zymogrammes sont uniquement quantitatives : cette approche, parfois utilisée (SHAHI *et al.*, 1969; MARSHALL et ALLARD, 1970; GASQUEZ, 1977; etc...), se justifie ici par la grande complexité et la longueur des analyses génétiques classiques chez les tétraploïdes, et également parce que le matériel, entièrement nouveau semble-t-il, mérite tout d'abord des expériences assez générales : le pollen de Luzerne n'a, en effet, jamais été étudié sous l'aspect de sa variabilité enzymatique (en raison probablement de la très faible quantité de matériel disponible), et, en outre, les résultats sur la plante entière sont encore rares (PRZYBYLSKA et HURICH, 1971; MILLER *et al.*, 1972; HARTMANN *et al.*, 1973; KRASNUK *et al.*, 1976; etc...).

II. — Matériels et méthodes

A. — *Matériel végétal*

Les analyses enzymatiques et biométriques ont porté sur 23 familles — une famille est composée d'individus frères ou demi-frères — chacune d'entre elles étant représentée lors de l'implantation par 10 individus tirés au hasard; les relations d'apparentement entre ces familles sont complexes et se trouvent schématisées dans le tableau 1.

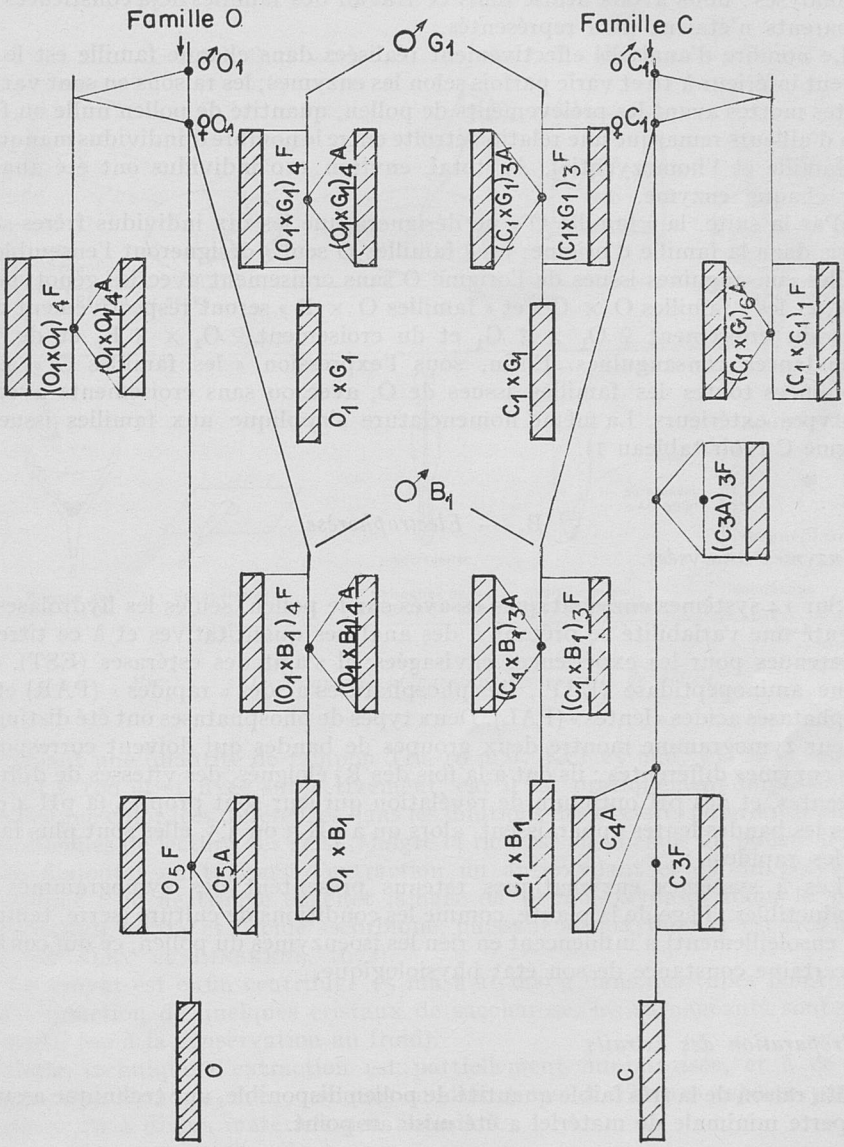
A l'origine de toutes les descendances se trouve soit une famille hybride double (HD), soit une famille en quatrième génération d'autofécondation (I_4) dénommées respectivement « O » et « C ». Certaines familles proviennent de croisements consanguins effectués à l'intérieur de la famille O et à l'intérieur de la famille C, tandis que d'autres font intervenir des génotypes « extérieurs » : un individu de la famille O et un individu de la famille C, appelés respectivement O_1 et C_1 et utilisés

TABLEAU I

Relations d'apparentement entre les 23 familles étudiées

Les lettres O, C, G et B désignent chacune une origine, et les chiffres en indice un numéro d'individu. Par convention, l'individu utilisé comme femelle est placé le premier dans les codes ($O_1 \times G_1 = ♀ O_1 \times ♂ G_1$). Les lettres A et F signifient respectivement « autofécondé » et « croisé par ses frères » (c'est-à-dire qu'un individu utilisé comme femelle a reçu un mélange provenant de certains de ses frères tirés au hasard).

Les traits verticaux représentent l'ensemble des descendants d'un croisement, alors que les rectangles hachurés symbolisent la famille étudiée, constituée des 10 individus tirés au hasard dans cette descendance. Enfin, les triangles et les rectangles où figurent les codes des familles schématisent respectivement les autofécondations et les croisements qui ont permis d'obtenir ces familles à partir des géniteurs femelles représentés par un point.



comme femelles, ont chacun été croisés, d'une part avec un individu hybride simple (HS), « G_1 », d'autre part avec un individu issu de quatre générations d'autofécondation (I_4), « B_1 »; dans chaque cas trois familles de degrés de consanguinité divers ont été obtenues (voir tableau 1). Les familles « O » et « C » et les génotypes G_1 et B_1 ne sont pas apparentés.

Les croisements réalisés à partir de la famille O d'une part, de la famille C d'autre part, sont presque symétriques, le but étant en effet d'atteindre un certain degré de consanguinité par des étapes moins brutales que l'autofécondation stricte, et, de façon analogue, de passer progressivement de la consanguinité vers l'hétérozygotie. On remarquera pour finir que les parents des diverses familles n'ont jamais été analysés : nous avons utilisé dans ce travail des familles déjà constituées dont les parents n'étaient plus représentés.

Le nombre d'analyses effectivement réalisées dans chaque famille est le plus souvent inférieur à 10 et varie parfois selon les enzymes; les raisons en sont variées : plantes mortes avant les prélèvements de pollen, quantité de pollen nulle ou faible (on a d'ailleurs remarqué une relation étroite entre le nombre d'individus manquants par famille et l'homozygotie). Au total, environ 120 individus ont été analysés pour chaque enzyme.

Par la suite, la « famille O » ne désignera que les dix individus frères-sœurs choisis dans la famille d'origine; les « familles O seul » désigneront l'ensemble des familles consanguines issues de l'origine O sans croisement avec les génotypes G_1 ou B_1, et les « familles O × G » et « familles O × B » seront respectivement celles issues du croisement ♀ O_1 × ♂ G_1 et du croisement ♀ O_1 × ♂ B_1 et de leurs descendances consanguines. Enfin, sous l'expression « les familles O » seront dénommées toutes les familles issues de O, avec ou sans croisements avec des génotypes extérieurs. La même nomenclature s'applique aux familles issues de l'origine C (voir tableau 1).

B. — *Électrophorèse*

a) *Enzymes analysées.*

Sur 14 systèmes enzymatiques essayés sur le pollen, seules les hydrolases ont présenté une variabilité se prêtant à des analyses quantitatives et à ce titre ont été retenues pour les expériences envisagées; il s'agit des estérases (EST), de la leucine aminopeptidase (LAP), des phosphatases acides « rapides » (PAR) et des phosphatases acides « lentes » (PAL). Deux types de phosphatases ont été distingués, car leur zymogramme montre deux groupes de bandes qui doivent correspondre à des enzymes différentes : ils ont à la fois des R_f éloignés, des vitesses de diffusion différentes, et des pH optimum de révélation qui leur sont propres (à pH 4 ou 5, seules les bandes lentes apparaissent, alors qu'à pH 3 ou 3,5, elles sont plus faibles que les rapides).

Les 4 systèmes enzymatiques retenus présentent des zymogrammes très reproductibles : l'âge de la plante, comme les conditions de culture (serre, température, ensoleillement) n'influencent en rien les isoenzymes du pollen, ce qui confirme une certaine constance de son état physiologique.

b) *Préparation des extraits*

En raison de la très faible quantité de pollen disponible, une technique assurant une perte minimale de matériel a été mise au point.

Une centaine de fleurs d'un même génotype sont déclenchées avec une lame de verre au-dessus d'une petite boîte de Pétri ($\varnothing$ = 5 cm). Le pollen ainsi recueilli est recouvert de 3 ml de milieu de culture liquide (milieu L_2, CORNUET, 1972) de pH = 6 : saccharose 10 p. 100, $Ca(NO_3)_2$ 300 ppm, acide borique 100 ppm, $Mg\,SO_4$ 200 ppm, KNO_3 100 ppm, eau bidistillée. Les boîtes fermées sont alors mises à incuber à 27 °C durant 1 h 30, puis placées à 4 °C, température à laquelle s'effectueront toutes les manipulations ultérieures (fig. 1).

Le pollen germé est récupéré par filtrage sur une toile à bluter à mailles de 25 µ. Le culot obtenu en grattant la toile est très réduit et varie selon les génotypes. Il est broyé 2 mn à vitesse lente dans un microhomogénéiseur de Potter de 1 ml,

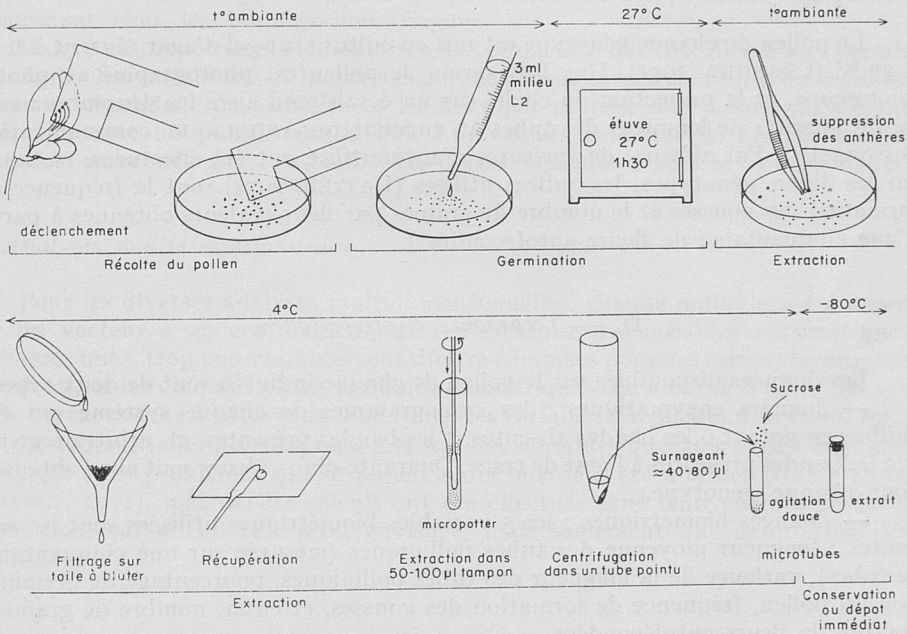


FIG. 1. — *Technique de préparation des extraits de pollen.*

en utilisant une quantité de tampon Tris 10 mM, KCl 25 mM, pH = 7, variant de 50 µl à 100 µl et fixée subjectivement, car il est pratiquement impossible de peser chaque culot (ces différences dans les dilutions des extraits poseront d'ailleurs des problèmes de lecture des gels). Malgré la richesse en phénols du pollen, il a été inutile d'ajouter au tampon d'extraction un antioxydant et/ou du polyvinylpyrrolidone : on ne trouve en effet jamais de phénol-oxydases dans le pollen (BREWBAKER, 1971), et l'acide ascorbique, puissant antioxydant, y est très abondant (STANLEY et LINSKENS, 1974).

Le broyat est enfin centrifugé 15 mn à 16 000 g dans des tubes pointus, et, après adjonction de quelques cristaux de saccharose, les surnageants sont prêts à l'emploi (ou à la conservation au froid).

Cette technique d'extraction est partiellement miniaturisée, et à ce titre pourrait être étendue, avec quelques modifications, à d'autres espèces pauvres en pollen, ou à divers matériels peu abondants.

c) *Migration*

Les électrophorèses ont été réalisées dans des gels continus de polyacrylamide, en plaques verticales de 8 cm de large et de 8 ou 12 cm de long (selon les enzymes), dans un tampon Tris 0,089 M, Borate 0,089 M, EDTA-Na_2 0,025 M, pH = 8,3 (PEACOCK et DINGMAM, 1967). La concentration en acrylamide est de 7,5 p. 100, sauf pour les PAR où elle est de 10 p. 100. A 20 V/cm, la migration dure de 2 à 4 heures selon la longueur des gels.

Les techniques de coloration sont classiques, et ont été empruntées à GABRIEL (1971).

C. — *Mesures biométriques*

Le pollen de chaque génotype est mis en culture sur gel d'agar, durant 1 h 30 à 27 °C (CORNUET, 1972). Une fois germé, le pollen est photographié au photomicroscope, et la projection du cliché sur un écran rend aisés les dénombrements ou les mesures de longueur des tubes au curvimètre (ABDELKEFI, communication personnelle). Par ailleurs, des mesures d'autofertilité ont été effectuées, en serre, sur les divers génotypes; les indices utilisés (DATTÉE, 1972) sont la fréquence de formation des gousses et le nombre de graines par fleur (valeurs obtenues à partir d'une cinquantaine de fleurs autofécondées).

D. — *Techniques d'interprétation*

Les données disponibles sur le pollen de chaque individu sont de deux types :

— données enzymatiques : les zymogrammes de chaque système ont été chiffrés en notant 0 les bandes absentes, 1 les bandes présentes, et, arbitrairement, 1/2 les bandes présentes à l'état de trace. Quarante-cinq valeurs sont ainsi obtenues pour chaque génotype.

— données biométriques : les 5 variables biométriques utilisées sont les suivantes : longueur moyenne des tubes polliniques (mesurée sur une cinquantaine de tubes), variance de la longueur des tubes polliniques, pourcentage de germination du pollen, fréquence de formation des gousses, et enfin, nombre de graines / nombre de fleurs autofécondées.

Les analyses effectuées sur cet ensemble de données relèvent de deux approches complémentaires :

a) *Analyses unidimensionnelles*

Afin de comparer les familles, des analyses de variance ont été faites sur le nombre de bandes (pour chacune des quatre enzymes), et sur les diverses variables biométriques. D'autre part, la variabilité de chaque famille a été estimée à l'aide d'un paramètre généralisant l'index de polymorphisme de MARSHALL et ALLARD (1970) au cas où plus de deux états sont envisagés pour chaque bande : $\overline{v} = \dfrac{{}^tP_j\, Q_j}{s}$

où s est le nombre total de bandes, ${}^tP_j$ est le vecteur transposé des fréquences des différents états de la bande j, et $Q_j = 1 - P_j$(de VIENNE, 1977).

L'intuition étant impuissante à appréhender les conséquences de tel ou tel type de croisement sur le nombre moyen de bandes par famille et la variabilité,

l'examen du classement de ces deux paramètres est d'une interprétation difficile. Aussi avons nous été amené à calculer, à partir de la généalogie des familles, les valeurs théoriques des coefficients de consanguinité (dans l'espoir de relier ce paramètre au nombre de bandes) et des variabilités.

Les hypothèses faites pour ces calculs sont extrêmement simples : chaque enzyme dépend d'un seul locus, confondu avec le centromère, dont les divers allèles commandent chacun une seule bande visible et distincte des autres; de plus, aucune interaction n'existe entre les allèles, et il n'y a pas de sélection; les divers individus ou familles d'origine sont supposés non apparentés. On a enfin supposé, pour des raisons de simplicité, que les génotypes hybrides d'origine étaient avec certitude tétragéniques ou digéniques duplex, mais ceci ne peut correspondre à la réalité; cette dernière approximation est probablement d'importance négligeable, notamment chez les familles homozygotes.

Malgré ces hypothèses élémentaires, la complexité des calculs n'a pas permis de calculer les variabilités et les coefficients de consanguinité de toutes les familles. Elles ont cependant pu être situées les unes par rapport aux autres en plaçant empiriquement les points manquants. Les valeurs calculées de ces paramètres sont des moyennes sur l'ensemble des locus, considérés comme indépendants.

b) *Analyses multidimensionnelles*

Pour les diverses analyses multidimensionnelles, chaque individu a été défini par un vecteur à 46 coordonnées, 41 représentant les variables enzymatiques (quelques unes, trop peu variables, ont dû être éliminées pour des raisons techniques de calcul), et les cinq autres les variables biométriques. Le nombre d'individus est ici de 72, car ont été écartés ceux dont toutes les variables n'avaient pu être mesurées.

Le vecteur individu comprend à la fois des variables discrètes et des variables continues : les problèmes qui se posent alors ont déjà été abordés (Gasquez et Bidault, 1971), mais ici les calculs ont été effectués sans tenir compte de cette distinction, car aucun test n'est envisagé, mais seulement une description des résultats.

III. — Résultats et discussion

A. — *Description des zymogrammes*

Le grand nombre d'isoenzymes possibles, associé à une variabilité importante (probablement liée à la tétraploïdie), caractérise les systèmes étudiés : on ne compte pas moins de 48 bandes au total, dont 45 ne sont pas fixées (seules les trois dernières des estérases sont invariables). Ces 48 bandes (fig. 2) se répartissent ainsi : EST : 16; LAP : 9; PAR : 8; PAL : 15. De plus, les bandes à très faible variabilité sont rares (4 seulement). Le nombre de bandes présentes par individu peut varier de façon importante : de 8 à 14 pour EST, de 3 à 6 pour LAP, enfin de 2 à 8 pour PAR comme pour PAL. Sauf une exception, les bandes d'une enzyme ne sont jamais toutes présentes simultanément (tout se passe comme si, pour ces enzymes, le nombre d'allèles possibles en un locus était en général supérieur au degré de ploïdie de l'espèce).

Quelle que soit l'enzyme, la simple observation des zymogrammes révèle

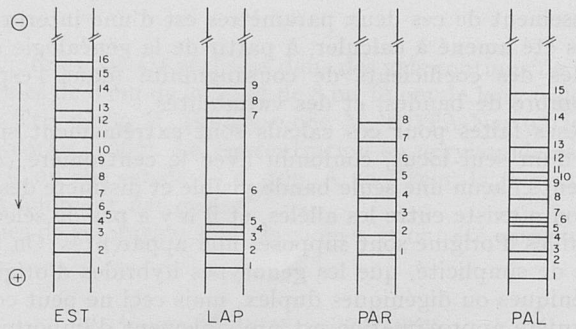


FIG. 2. — *Représentation schématique des zymogrammes des quatre systèmes étudiés.* EST : *estérases;* LAP : *leucine aminopeptidase; PAR et PAL : phosphatases acides « rapides » et « lentes ». Toutes les bandes possibles sont représentées.*

une assez bonne distinction des familles. Cette impression provient à la fois de la distribution inégale des fréquences des bandes à travers les familles et du comportement de la variabilité : celle-ci apparaît plus élevée inter- qu'intra-famille, et semble bien dépendre de la structure génétique présumée des familles : la comparaison, par exemple, des descendants issus d'un croisement hybride double ×

TABLEAU 2

Résultats des analyses de variance sur le nombre de bandes (en envisageant 2 et 3 états) et sur les variables biométriques.

Le fait que beaucoup de valeurs non significatives se trouvent dans les familles O n'est probablement pas un hasard : ces familles ont en commun d'être très hétérozygotes.

		EST	LAP	PAR	PAL
Familles O	2 états .	3,51(**)	2,32 N.S.	1,59 N.S.	7,13 (*)
	3 états .	2,84(**)	2,20 N.S.	1,47 N.S.	10,03(**)
Familles C	2 états	1,82 N.S.	3,75(**)	7,39(**)	9,94(**)
	3 états .	2,68(*)	5,18)**)	7,53(**)	7,36(**)
Familles O + C	2 états .	5,05(**)	3,30(**)	4,24(**)	8,20(**)
	3 états .	4,97(**)	3,67(**)	4,20(**)	9,82(**)

	Longueur moyenne des tubes polliniques	Variance de la longueur des tubes polliniques	Fréquence de formation des gousses	Nombre de graines par fleur	Pourcentage de germination du pollen
Familles O + C	2,07(*)	1,77 N.S.	3,38(**)	2,91(**)	2,16(*)

(*) Significatif à 5 %.
(**) Significatif à 1 %.
N. S. : non significatif.

hybride simple avec ceux provenant du croisement de deux individus en I_4 s'est révélée, à cet égard, très probante, et ce pour les quatre systèmes.

Enfin, des éléments très divers — hétérogénéité des intensités, nombre et positions relatives des bandes, nature de leur variabilité, netteté des zymogrammes — donnent l'impression que deux systèmes, la LAP et les PAR, sont génétiquement plus simples que les EST et les PAL.

B. — *Analyses unidimensionnelles*

a) *Analyses de variance*

L'examen des résultats des diverses analyses de variance indique qu'un paramètre aussi simple que le nombre de bandes permet de mettre en évidence un effet « famille », significatif ou hautement significatif, dans presque tous les cas (tableau 2); en outre, cet effet est le plus souvent supérieur à celui que l'on observe avec les variables biométriques; ces dernières sépareraient donc moins bien les familles. D'autre part, les résultats des analyses sont extrêmement semblables, que les nombres de bandes soient calculés en envisageant trois états (0, 1/2 et 1), ou deux (en regroupant les états 1/2 et 1). Ces points ressortiront d'ailleurs d'autres calculs.

b) *Variabilité intra-famille*

Les valeurs des variabilités obtenues en effectuant les calculs avec deux états sont confrontées aux variabilités théoriques en regroupant les données par type de familles (fig. 3). La valeur expérimentale indiquée pour chaque famille

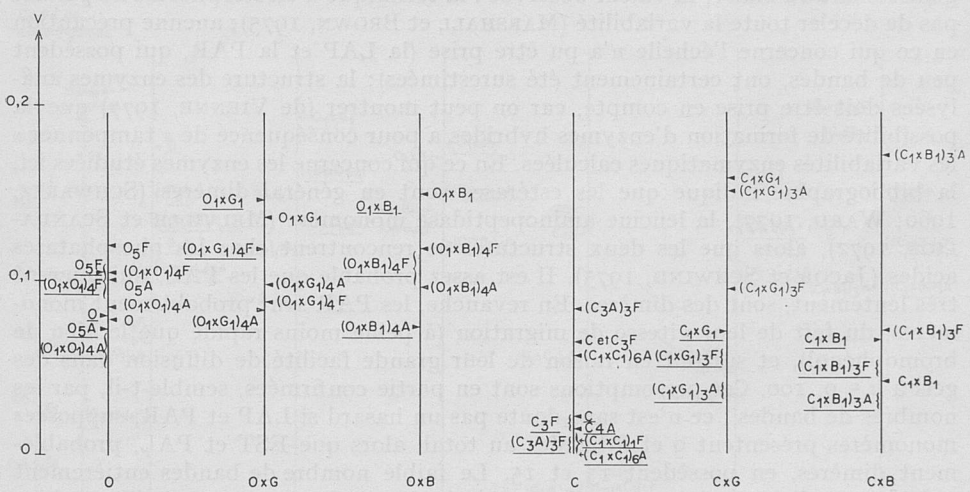


FIG. 3. — *Variabilité intra-famille.*

Familles soulignées : valeurs théoriques. Noter la diminution de la variabilité lorsque le degré d'homozygotie augmente.

Familles non soulignées : valeurs observées. Les familles C ont des valeurs plus élevées que prévu : outre un effet « individu », une sélection a pu jouer.

est une moyenne des variabilités des quatre enzymes; en l'absence de critères de choix d'un autre système de pondération, c'est la moyenne arithmétique qui a été adoptée.

Sur l'ensemble des familles, la concordance est bonne : les familles « O seul » sont très regroupées, les familles O × G ont à la fois une variabilité et une dispersion plus grandes, tout comme les familles O × B. Ces dernières, contrairement à ce que l'on attend, paraissent plus variables que les familles O × G; en outre, à l'intérieur d'un type de famille, l'ordre est à peu près logique : ♀ O_1 × ♂ B_1 et ♀ O_1 × ♂ G_1 ont bien les variabilités les plus élevées de leur groupe respectif, et à une exception près, les familles « O seul » se classent conformément à la théorie.

Les familles « C seul », très rapprochées, montrent une variabilité inférieure aux familles O, mais encore assez élevée : il est légitime de supposer, puisque *M. sativa* supporte mal la consanguinité, que les individus viables en I_4 sont plus hétérozygotes que les calculs ne le prédisent. Le fait de croiser G_1 ou B_1 avec C fait bien « remonter » la variabilité, mais davantage que prévu, puisque les familles C × G et C × B se retrouvent au niveau des O × B. La variabilité assez élevée des « C seul » peut intervenir ici, mais les effets des individus parentaux (dont, rappelons-le, on ne possède pas les zymogrammes), ou des interactions entre eux, ont certainement joué, notamment chez les familles C × B. D'une part, le croisement ♀ C_1 × ♂ B_1 aboutit à une famille très homogène, comme s'il s'agissait là d'un croisement entre homozygotes, et d'autre part l'individu (♀ C_1 × ♂ B_1) n° 3, autofécondé ou croisé par ses frères, produit une descendance extrêmement variable.

Les calculs théoriques étaient censés ne fournir qu'une disposition relative des familles; pourtant les points expérimentaux se retrouvent tous dans la zone théorique, entre 0,04 et 0,18.

Ce fait doit être attribué au hasard, car un grand nombre de facteurs antagonistes ont dû biaiser la valeur observée : la technique d'électrophorèse ne permet pas de déceler toute la variabilité (MARSHALL et BROWN, 1975); aucune précaution en ce qui concerne l'échelle n'a pu être prise (la LAP et la PAR, qui possèdent peu de bandes, ont certainement été surestimées); la structure des enzymes analysées doit être prise en compte, car on peut montrer (de VIENNE, 1977) que la possibilité de formation d'enzymes hybrides a pour conséquence de « tamponner » les variabilités enzymatiques calculées. En ce qui concerne les enzymes étudiées ici, la bibliographie indique que les estérases sont en général dimères (SCHWARTZ, 1960; WARD, 1977), la leucine aminopeptidase monomère (MELVILLE et SCANDALIOS, 1972), alors que les deux structures se rencontrent chez les phosphatases acides (JACOB et SCHWIND, 1975). Il est assez probable que les PAL, qui migrent très lentement, sont des dimères. En revanche, les PAR sont probablement monomères, du fait de leur vitesse de migration (à peine moins rapide que le bleu de bromophénol), et surtout en raison de leur grande facilité de diffusion dans des gels à 7,5 p. 100. Ces présomptions sont en partie confirmées, semble-t-il, par les nombres de bandes : ce n'est sans doute pas un hasard si LAP et PAR, supposées monomères présentent 9 et 8 bandes au total, alors que EST et PAL, probablement dimères, en possèdent 13 et 15. Le faible nombre de bandes entièrement spécifiques d'une origine, quelle que soit l'enzyme, montre que l'hypothèse d'absence d'allèles communs aux divers parents est peu admissible. La possibilité d'enzymes hybrides a donc dû surestimer les valeurs obtenues pour EST et pour PAL.

Enfin, un dernier facteur de biais des estimations provient, au moins pour

trois systèmes sur quatre, de la révélation d'allèles appartenant à des locus différents. Pour EST, nous avons en effet vérifié, par gammes de concentration d'acrylamide, que les bandes supérieures du gel correspondaient à des molécules de rayon plus élevé que celui des molécules rapides; quant à LAP et à PAR, pourtant supposées monomères, leur zymogramme montre un nombre de bandes fréquemment supérieur à quatre : au moins deux locus entrent en jeu. Là encore, le mode de calcul a conduit à des surestimations. Cependant, c'est très certainement le grand nombre de locus révélés qui a permis d'obtenir une si bonne disposition relative des familles : les moyennes n'ont en réalité pas été faites sur quatre, mais au moins sur 7 ou 8 locus.

Lorsque la variabilité est calculée à partir de trois états, les valeurs obtenues, un peu supérieures comme on peut l'attendre du mode de calcul, sont cependant du même ordre de grandeur que les précédentes, et discriminent les familles de la même façon.

c) *Nombre moyen de bandes par famille*

Le nombre moyen de bandes par famille, calculé d'abord en envisageant 2 états, a été mis en relation avec le coefficient de consanguinité. Comme dans le cas de la variabilité et pour les mêmes raisons, les données ont été regroupées en faisant la moyenne sur les quatre enzymes.

Les points obtenus (fig. 4) ont des dispositions relatives qui, là encore, ne sont pas incompatibles avec les prévisions. Les familles O ont plus de bandes dans les croisements O × G et O × B que « O seul » (la différence entre ♀ O_1 × ♂ G_1 et ♀ O_1 × ♂ B_1 n'est pas significative), et l'ordre à l'intérieur d'un type de famille est en général cohérent (les familles : O, ♀ O_1 × ♂ G_1 et ♀ O_1 × ♂ B_1 sont toutes les trois les plus élevées de leur groupe). Les familles « C seul » n'ont en moyenne qu'un

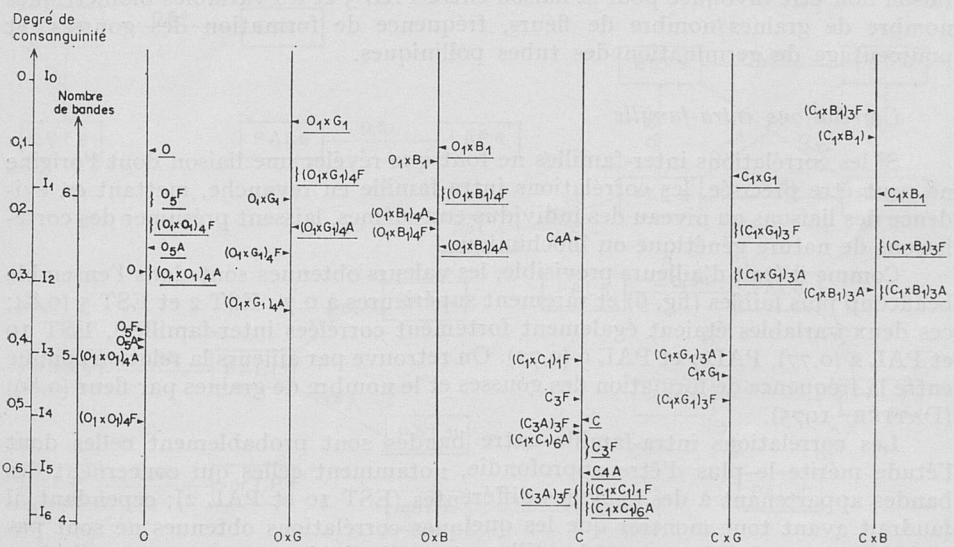


FIG. 4. — *Relations entre consanguinité et nombre de bandes.*
Familles soulignées : valeurs théoriques du coefficient de consanguinité.
Familles non soulignées : nombre moyen de bandes par famille.

peu moins de bandes que les « O seul »; ici également a dû jouer une réponse à la consanguinité. Le fait de croiser ♀ C_1 par ♂ G_1 ne fait pas augmenter le nombre de bandes, alors que la variabilité avait été fortement rehaussée par ce croisement : il y a là un paradoxe difficile à expliquer. En revanche le croisement C × B, là encore, a un effet très important : l'influence très particulière de B_1 en croisement se confirme.

Si trois états sont pris en compte, les résultats sont semblables.

C. — *Analyses multidimensionnelles*

Les divers calculs effectués dans les analyses multidimensionnelles sont faits à partir des matrices des corrélations entre les variables, corrélations inter-familles et intra-famille. L'examen de ces deux matrices fournit déjà bien des renseignements.

a) *Matrices des corrélations*

Corrélations inter-familles

Le calcul des corrélations inter-familles se fait pour chaque variable sur les moyennes de familles. Nous avons vu que, quelle que soit l'enzyme, il existait des bandes plutôt spécifiques de telle ou telle origine. Les corrélations inter-familles ont fait ressortir ce fait, en trouvant de multiples liaisons entre toutes les bandes qui ont en commun d'être abondantes ou rares dans une origine donnée (fig. 5). De plus, on notera la corrélation entre la longueur moyenne des tubes polliniques et les variables EST 10 et PAL 5 : l'origine en est l'effet commun de la consanguinité, puisque EST 10 et PAL 5 sont surtout présentes dans les familles O. La même raison doit être invoquée pour la liaison entre PAL 3 et les variables biométriques nombre de graines/nombre de fleurs, fréquence de formation des gousses, et pourcentage de germination des tubes polliniques.

Corrélations intra-famille

Si les corrélations inter-familles ne font que révéler une liaison dont l'origine ne peut être précisée, les corrélations intra-famille en revanche, mettant en évidence des liaisons au niveau des individus eux-mêmes, laissent présumer des corrélations de nature génétique ou biochimique.

Comme il était d'ailleurs prévisible, les valeurs obtenues sont dans l'ensemble beaucoup plus faibles (fig. 6) et rarement supérieures à 0,7 : EST 2 et EST 5 (0,84; ces deux variables étaient également fortement corrélées inter-familles), EST 10 et PAL 2 (0,77), PAL 7 et PAL 9 (0,72). On retrouve par ailleurs la relation connue entre la fréquence de formation des gousses et le nombre de graines par fleur (0,89) (DATTÉE, 1975).

Les corrélations intra-famille entre bandes sont probablement celles dont l'étude mérite le plus d'être approfondie, notamment celles qui concernent des bandes appartenant à des enzymes différentes (EST 10 et PAL 2); cependant, il faudrait avant tout montrer que les quelques corrélations obtenues ne sont pas le fait du hasard : dans un échantillon de 72 individus, trouver 3 corrélations élevées sur 820 comparaisons $\left(\frac{41 \times 40}{2}\right)$ est statistiquement naturel. En revan-

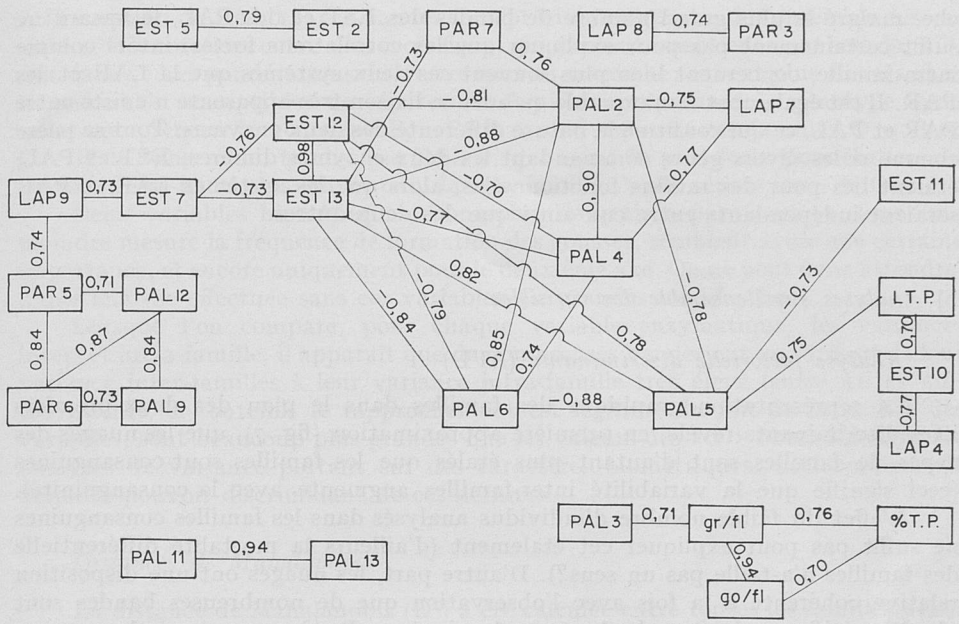


FIG. 5. — *Grappe des corrélations inter-familles supérieures à 0,7.*

Chaque variable enzymatique est désignée par l'abréviation du nom de l'enzyme suivie du numéro de la bande. *Gr/Fl* et *Go/Fl :* nombre de graines par fleur en autofécondation et fréquence de formation des gousses. L.T.P. : longueur moyenne des tubes polliniques. % T. P. : pourcentage de germination du pollen.

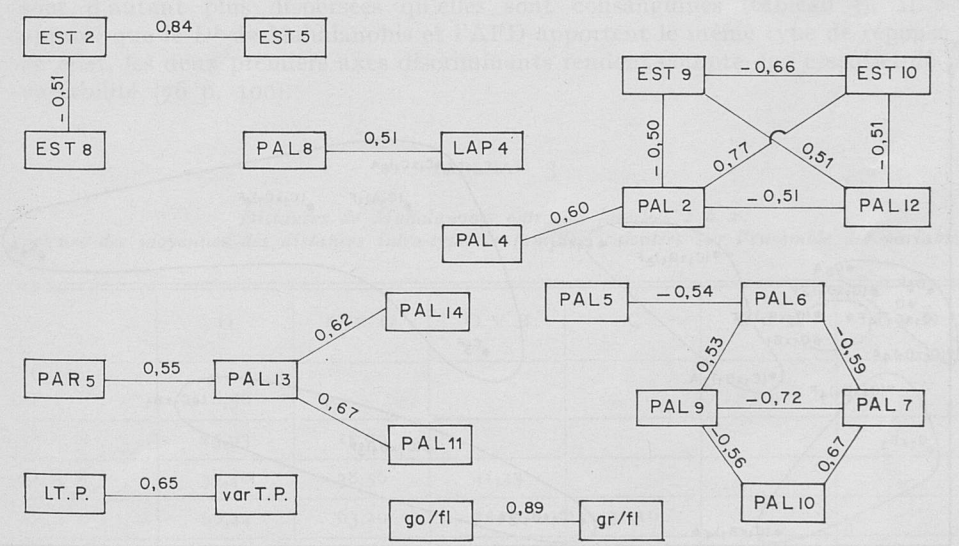


FIG. 6. — *Graphe des corrélations intra-famille supérieures à 0,5.*

Le code des variables est le même que celui de la fig. 5 (var. T. P. : variance de la longueur des tubes polliniques).

che, malgré le plus grand nombre de bandes des EST et des PAL, le hasard ne suffit certainement pas pour expliquer que les corrélations fortes, inter- comme intra-famille, concernent bien plus souvent ces deux systèmes que la LAP et les PAR. Il est également remarquable qu'aucune liaison très apparente n'existe entre PAR et PAL, ce qui confirme la nature différente des deux enzymes. Tout se passe comme si les divers gènes commandant les deux enzymes dimères, EST et PAL, étaient liés pour des raisons fonctionnelles, alors que les systèmes LAP et PAR seraient indépendants entre eux ainsi que des deux autres.

b) *Analyses sur l'ensemble des variables*

Analyse factorielle discriminante (AFD)

La représentation graphique des familles dans le plan des deux premiers axes discriminants révèle, en première approximation (fig. 7), que les nuages des types de familles sont d'autant plus étalés que les familles sont consanguines (ceci signifie que la variabilité inter-familles augmente avec la consanguinité).

L'effet du faible nombre d'individus analysés dans les familles consanguines ne suffit pas pour expliquer cet étalement (d'ailleurs la mortalité différentielle des familles n'a-t-elle pas un sens?). D'autre part, les nuages ont une disposition relative cohérente à la fois avec l'observation que de nombreuses bandes sont plutôt spécifiques de O et de C, et que le génotype B_1 (dans une moindre mesure le génotype G_1) apporte en croisement des bandes qui lui sont propres. En effet, le premier axe sépare les types de familles selon leur consanguinité, et le deuxième selon que le génotype B_1 ou le génotype G_1 est impliqué dans les croisements.

Les coefficients du premier axe indiquent quelles variables ont le plus de poids dans cette répartition des familles : EST 10 et 13, PAR 7, PAL 2, 5 et 12.

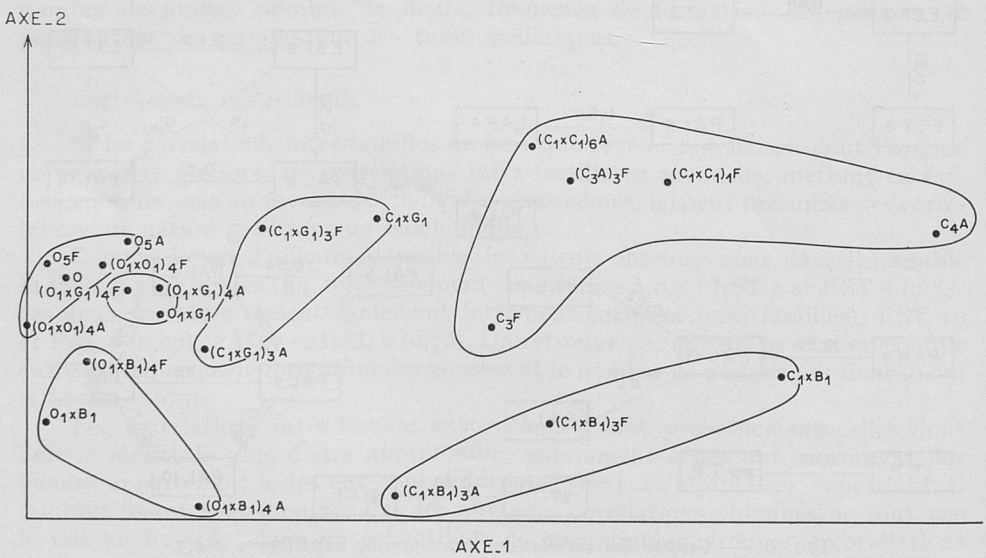


FIG. 7. — *Analyse factorielle discriminante sur les variables enzymatiques et biométriques. Représentation des familles dans le plan des deux premiers axes discriminants.*

A l'exception de PAL 12, ces bandes font précisément partie de l'ensemble des variables, très corrélées entre elles (voir fig. 5) qui existent essentiellement soit dans O, soit dans C. Les pondérations du 2e axe sont en revanche souvent plus élevées chez les variables susceptibles de séparer les familles comprenant le génotype G_1 de celles comprenant le génotype B_1 : PAR 5 et 6 séparent les familles O × B et C × B de l'ensemble, tandis que PAL 2, qui avait la plus forte pondération du 1er axe, reste ici la plus lourde car, dans la famille C, elle sépare les C × G.

Deux variables biométriques, le nombre de graines par fleur, et dans une moindre mesure la fréquence de formation des gousses, semblent avoir une certaine importance, et encore uniquement pour le deuxième axe. On ne peut donc attendre, d'une analyse effectuée sans ces variables, de grandes modifications.

Lorsque l'on compare, pour chaque variable enzymatique, les variances inter- et intra-famille, il apparaît que de nombreuses bandes ont un rapport de leur variance inter-familles à leur variance intra-famille très élevé (entre 10 et 50); ces valeurs, si toutefois le rapprochement est légitime du fait de la nature des variables, sont beaucoup plus grandes que les valeurs des « F » obtenues dans les analyses de variance portant sur des caractères biométriques. Ceci confirme le moindre pouvoir discriminant de ces derniers.

Distances de Mahalanobis

La distance de Mahalanobis (D^2) a été calculée entre toutes les familles prises deux à deux, puis les moyennes arithmétiques des distances à l'intérieur d'un type de familles (O, O × G, O × B, C, C × G, C × B) ont été comparées. La dispersion et la disposition relative des divers types de familles dans l'AFD ressort ici très clairement. Les distances moyennes « intra-type de famille » se classent en effet par ordre croissant : O × G, O, C × G, O × B, C × B, C; le groupe C est également le plus éloigné de tous les autres et approximativement, les populations de familles sont d'autant plus dispersées qu'elles sont consanguines (tableau 3). Il est naturel que le D^2 de Mahalanobis et l'AFD apportent le même type de réponse : en effet, les deux premiers axes discriminants rendent compte de l'essentiel de la variabilité (76 p. 100).

TABLEAU 3

Distances de Mahalanobis entre les familles 2 à 2 : valeurs des moyennes des distances intra-type de familles, calculées sur l'ensemble des variables

	O	O × G	O × B	C	C × G	C × B
O	18,50					
O × G . . .	25,93	15,00				
O × B . .	37,40	38,56	41,33			
C	66,44	63,20	75,07	46,10		
C × G . .	37,13	37,33	47,67	53,47	39,67	
C × B . . .	64,27	60,00	59,67	53,20	55,56	43,00

c) *Analyses sur les variables enzymatiques seules*

Le faible poids des variables biométriques dans l'analyse précédente est de nouveau mis en évidence lorsque l'AFD est effectuée sur les seules variables enzymatiques. La représentation obtenue (fig. 8), comme les distances de Mahalanobis, sont comparables aux résultats précédents. On remarque seulement une déformation du nuage O × B (à cause de la famille (♀ O_1 × ♂ $B_1)_4F$ surtout) et également du nuage contenant le génotype G_1. Ceci provient sans doute de la suppression

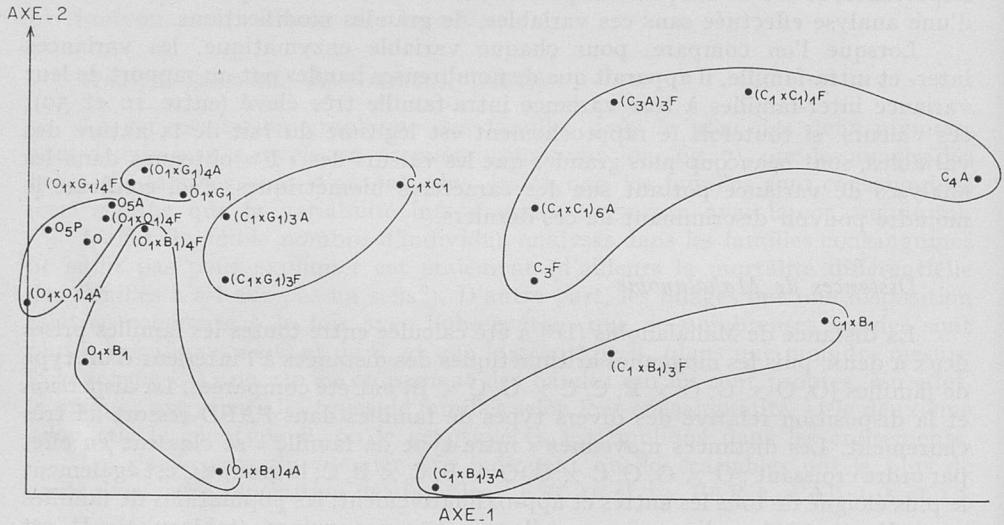


FIG. 8. — *Analyse factorielle discriminante sur les variables enzymatiques seules. Représentation des familles dans le plan des deux premiers axes discriminants.*

des deux seules variables biométriques qui avaient du poids pour le deuxième axe, la fréquence de formation des gousses et le nombre de graines par fleur.

d) *Analyse des corrélations canoniques*

Pour tenir compte du fait que toutes les variables ne sont pas de même nature, mais se divisent en deux ensembles bien distincts, une analyse des corrélations canoniques a été effectuée dans le but de rechercher une liaison entre eux.

Les corrélations observées sont très élevées, puisque les 6 premières varient de 0,90 à 0,71. Ces résultats ne signifient cependant pas qu'un indice de qualité du pollen pourrait être défini à partir des variables enzymatiques : ces valeurs élevées sont dues au fait qu'il n'y a que 72 individus pour 46 variables. Il est plus intéressant de remarquer qu'aucune variable biométrique ou enzymatique n'intervient de façon prépondérante dans les combinaisons. L'interprétation qui peut en être donnée, avec les réserves attachées aux faibles effectifs, à la structuration en familles, et au nombre de variables, est que l'ensemble des variables biométri-

ques se trouve lié à un grand nombre de variables enzymatiques. Il est vraisemblable que cette liaison provient à la fois du facteur commun « consanguinité » et de relations fonctionnelles entre les caractères enzymatiques et la fertilité.

IV. — Conclusion

Pour des raisons essentiellement matérielles, cette expérience n'a pu bénéficier d'un protocole idéal : les effectifs de familles étaient insuffisants, la gamme de consanguinité s'interrompait entre I_2 et I_4 (fig. 4), l'effet « famille » interférait avec les phénomènes de consanguinité, enfin les parents des diverses familles n'ont jamais été analysés.

Quatre systèmes enzymatiques très polymorphes ont cependant pu être analysés (et certainement plus de quatre gènes révélés), si bien que les résultats constituent, d'un point de vue génétique, un ensemble cohérent.

Le comportement de la variabilité, comme du nombre de bandes observées, ne s'oppose pas à des modèles construits avec des hypothèses très simples. Lorsque le degré de consanguinité augmente, le nombre de bandes a tendance à devenir plus faible, et toutes les analyses montrent que la variabilité intra-famille diminue tandis que la variabilité inter-familles augmente; en outre, les écarts à ces résultats s'expliquent assez bien : le ♂ B_1, dont on a signalé l'effet important en croisement, fait précisément partie d'une famille dont certaines particularités phénotypiques, en serre, ont par ailleurs été remarquées (DATTÉE, communication personnelle); d'autre part, ce n'est probablement pas un hasard si le seul individu survivant de la famille ♀ C_4 A présente, alors qu'il est très consanguin, un nombre moyen de bandes élevé et des zymogrammes souvent originaux qui le distinguent dans les diverses analyses.

Dans tous les cas, il est également apparu que la prise en compte de l'état « bande faible » n'avait aucune influence majeure sur les divers paramètres et sur le classement des familles. En d'autres termes, l'information apportée par les bandes notées 1/2 est redondante : le caractère arbitraire de cette notation en est sans doute en partie responsable, mais l'hypothèse peut être avancée que les grandes différences d'intensité entre les bandes proviennent du dosage des gènes dans l'individu : les bandes « 1/2 » sont peut-être essentiellement celles qui dépendent d'allèles présents en 1 ou 2 exemplaires, et il existe ainsi une relation, fort complexe au demeurant, entre la variabilité d'une famille et le nombre de bandes faibles qu'elle possède. Il est donc inutile, pour des études de ce type (déterminisme génétique inconnu), de tenir compte de plus de deux états.

Enfin, une double conclusion est ressortie de toutes les analyses : tout d'abord les caractères enzymatiques permettent, même avec de faibles effectifs, de distinguer les familles beaucoup plus sûrement que les caractères biométriques. Ainsi peut-on dire que le phénotype enzymatique reflète un déterminisme génétique simple, ce qui ici aurait pu être masqué par les interactions entre gènes que permet l'état tétraploïde, et éventuellement par des artefacts, toujours à redouter sur un nouveau matériel. D'autre part, et ce n'est pas nécessairement lié, il n'existe guère de relations autres que celles expliquées par la consanguinité entre variables enzymatiques et biométriques. Il n'y a là rien de très étonnant, en raison peut-être du protocole utilisé, mais surtout de la nature de ces variables : des caractères comme la longueur moyenne des tubes polliniques, le pourcentage de germination ou l'autofertilité sont les résultantes d'un très grand nombre de mécanismes

physiologiques (il a d'ailleurs été montré que l'autofertilité était polygénique. DATTÉE, 1975); les hydrolases étudiées, si elles sont effectivement impliquées dans certaines étapes de la fécondation (MASCARENHAS, 1975), ne constituent sans doute qu'un élément d'un ensemble très complexe. Dans l'esprit d'une recherche de corrélations entre caractères enzymatiques et biométriques, on a donc rencontré le problème classique du choix des systèmes à étudier : l'insuffisance des connaissances en physiologie, associée bien souvent à l'ignorance de la nature réelle des substrats des enzymes, rend délicat un choix rationnel. Dans notre cas, peut-être faudrait-il envisager l'étude de systèmes encore plus importants pour la germination, tels les amylases?

Bien qu'ils s'appuient sur un matériel très limité, nos résultats ont montré que l'analyse enzymatique permet d'approcher la structure génotypique de bien plus près que l'observation directe. La généralisation de telles études pourrait à l'avenir jouer un rôle déterminant en amélioration des plantes.

Reçu pour publication en janvier 1978.

Remerciements

Je tiens à remercier Madame DATTÉE qui a longuement discuté ce travail et a fourni le matériel végétal.

Summary

Variability of a tetraploid species:
isoenzymatic and biometric analysis of pollen of some consanguineous Alfalfa families

Pollen from 23 consanguineous Alfalfa families and of various degrees of inbreeding was studied from two points of view. First, isoenzymes of esterases, leucine aminopeptidase, « fast » and « slow » acid phosphatases were revealed in continuous polyacrylamide gel electrophoresis. Second, the phenotypic value of various pollens was estimated by *in vitro* measurements (percentage of germination, length and length variance of pollen tube) and by *in vivo* measurements (frequency of flowers producing pods and mean number of seeds per flower).

Zymograms have been quantified by noting bands 0 (absence), 1 (presence) or 1/2 (very weak band). As the four enzyme systems have on the whole 45 bands, each pollen was definited by 45 enzymatic variables plus 5 biometric variables.

The various computations made on these variables have shown several points:

— the four enzyme systems have a large variability between but also within families; when inbreeding increases, the variability within families decreases and the variability between families increases. The mean number of bands per family decreases a little with inbreeding.

— discrimination of families is better with enzymatic variables than with biometric variables.

— although the analysed enzymes are probably important for pollen germination, the found relations between the two kinds of variables seem to be only explained by common effect of inbreeding.

Références bibliographiques

BREWBAKER J. L., 1971. Pollen enzymes and isoenzymes. In « *Pollen. Development and physiology* ». Heslop-Harrison J. (Ed.), London, Butterworks, 156-170.

CLEGG M. T., ALLARD R. W., 1972. Patterns of genetic differentiation in the slender wild oat species, *Avena barbata*. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, **69** (7) 1 820-1 824.

CLEGG M. T., ALLARD R. W., KAHLER A. L., 1972. Is the gene the unit of selection? Evidence from two experimental plant populations. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, **69** (9), 2 474-2 478.

CORNUET J. M., 1972. *Mise au point d'une technique d'étude de la compétition pollinique* in vitro. Stage de D.E.A. (non publié).

DATTÉE Y., 1972. Analyse quantitative de l'auto- et de l'interfertilité chez quelques familles de Luzerne. *Ann. Amélior. Plantes*, **22** (1), 5-12.

DATTÉE Y., 1975. *Facteurs génétiques liés à l'auto- et l'interfertilité chez* Medicago sativa *L.* Thèse de Doctorat d'État. Université de Paris VI.

GABRIEL O., 1971. Locating enzymes on gels. *Methods in enzymology*, Ed. by W. Jakoby. Academic Press. New-York and London. **22**, 578-604.

GASQUEZ J., BIDAULT M., 1971. Sur l'utilisation simultanée des caractères qualitatifs et quantitatifs dans l'analyse factorielle des correspondances en taxonomie végétale. *C. R. Acad. Sci. Paris*, **272**, 3 024-3 027.

GASQUEZ J., COMPOINT J. P., 1977. Mise en évidence de la variabilité génétique infrapopulation par l'utilisation d'isoenzymes foliaires chez *Echinochloa crus galli* (*L*) P. B. *Ann. Amélior. Plantes*, **27** (2), 267-278.

HARTMANN T., NAGEL M., ILERT H. I., 1973. Organspezifische multiple Formen der Glutamatdehydrogenase in *Medicago sativa*. *Planta* (Berl), **111**, 119-128.

JACOBS M., SCHWIND F., 1975. Biochemical genetics of *Arabidopsis* acid phosphatases polymorphism, tissue expression, and genetics of AP_1, AP_2 and AP_3 loci. In *Isozymes IV. Genetics and Evolution*. Ed. by C. L. Markert. Academic Press. New-York. San Francisco. London.

JOHNSON F. M., KANAPI C. G., RICHARDSON R. H., WHEELER M. R., STONE W. S., 1966. An analysis of polymorphisms among isozyme loci in dark and light *Drosophila ananassae* strains from american and western Samoa. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, **56**, 119-125.

KRASNUK M., WITHAM F. H., JUNG G. A., 1976. Electrophoretic studies of several hydrolytic enzymes in relation to the cold tolerance in Alfalfa. *Cryobiology*, **13**, 225-242.

LEE D. W., FAIRBROTHERS D. E., 1969. A serological and disc electrophoretic study of North American *Typha*. *Brittonia*, **21**, 227-243.

LEVIN D. A., HOWLAND G. P., STEINER E., 1972. Protein polymorphism and genic heterozygosity in a population of the permanent translocation heterozygote *Oenothera biennis*. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, **69**, 1 475-1 477.

MARSHALL D. R., ALLARD R. W., 1970. Isozyme polymorphisms in natural populations of *Avena fatua* and *Avena barbata*. *Heredity*, **29**, 373-382.

MARSHALL D. R., BROWN A. H. D., 1975. The charge-state model of protein polymorphism in natural population. *J. mol. Evol.*, **6**, 149-163.

MASCARENHAS J. P., 1975. The biochemistry of angiosperm pollen development. *Bot. Rev.* **41** (3), 259-314.

MELVILLE J. C., SCANDALIOS J. G., 1972. Maize endopeptidase: genetic control, chemical characterization, and relationship to an endogenous trypsin inhibitor. *Biochem. Genet.*, **7**, 15-31.

MILLER M. K., SCHONHORST M. H., MAC DANIEL R. S., 1972. Identification of hybrids from Alfala crosses by electrophoresis of single seed proteins. *Crop Sci.*, **12**, 535-537.

PAYNE R. C., FAIRBROTHERS D. E., 1973. Disc electrophoretic study of pollen proteins from natural populations of *Betula populifolia* in New-Jersey. *Amer. J. Bot.*, **60** (2), 182-189.

PEACOCK A. C., DINGMAM C. W., 1967. Resolution of multiple ribonucleic acid species by polyacrylamide gel electrophoresis. *Biochemistry*, **6**, 1 818-1 827.

PRZYBYLSKA J., HURICH J., 1971. Disc electrophoretic study of seed proteins of various *Medicago species*, *Melilotus albus*, *Trifolium pratense* and *T. repens*. *Acta Soc. Bot. Pol.*, **40** (4), 681-695.

SAITO A., 1970. Electrophoretic comparison of soluble pollen proteins of *Alnus* in relation to inter and intra specific identification. *J. Jap. Forest Soc.*, **52**, 291-295.

SCHWARTZ D., 1960. Genetic studies on mutant enzymes in Maize : synthesis of hybrid enzymes by heterozygotes. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, **46**, 1 210-1 215.

SHAHI B. B., MORISHIMA H., OKA H. I., 1969. A survey of variations in peroxidase acid, phosphatase and esterase isozymes of wild and cultivated *Oryza species*. *Japan J. Genetics*, **44** (5), 303-319.

STANLEY R. G., LINSKENS H. F., 1974. *Pollen. Biology, biochemistry, management*. Springer-Verlag. Berlin. Heidelberg, New-York, 307 p.

de VIENNE D., 1977. *Variabilité et évolution chez* Medicago sativa *L.: apports de l'étude des isoenzymes du pollen*. Thèse 3e cycle. Université Paris VI, 118 pages.

WARD R. D., 1977. Relationship between enzyme heterozygosity and quaternary structure. *Biochem. genet.*, **15** (1-2), 123-135.

Ann. Amélior. Plantes, 1978, **28** (3), 309-325.

Les interactions génotype × milieu biologique : analyse diallèle des aptitudes à l'association entre populations de trèfle violet [1] [2]

P. JACQUARD, P. ROTILI* ET L. ZANNONE*

Centre d'Études phytosociologiques et écologiques, BP 5051, 34033 Montpellier Cedex

* *Istituto Sperimentale per le Colture Foraggere, Lodi, Italie*

Résumé

L'objectif des travaux poursuivis à Lodi, sur la Luzerne, est l'étude du fonctionnement de peuplements denses en vue de l'adoption de techniques adaptées au tri du matériel végétal dans ces conditions. La possibilité d'obtenir des mélanges ayant un rendement global supérieur au meilleur partenaire est également envisagée ici pour le Trèfle violet. Dans de nombreux cas les cultivars homogènes sont supérieurs aux cultivars hétérogènes, car la majorité des individus y a reconstitué ses réserves au moment d'une coupe. La prise en compte des effets d'association suppose de vérifier s'ils interfèrent avec l'appréciation des « populations ». Une première analyse des données présentées avait indiqué qu'il est possible d'apprécier les aptitudes à la combinaison sans tenir compte des aptitudes à l'association. Les résultats concernent le rendement en matière sèche de trois coupes successives. L'analyse de variance porte, en particulier, sur les cultures pures (tabl. 2). La variation « bloc » n'est jamais significative et pourrait être incluse dans l'erreur résiduelle pour augmenter la précision des tests. L'aptitude particulière n'est jamais significative. L'analyse des différences entre partenaires d'un mélange révèle une grande variabilité. Cinq groupes de « populations » peuvent être distingués. L'analyse de variance sur les réponses plastiques est conduite en combinant les analyses sur les mélanges et sur les cultures pures. La performance des mélanges est expliquée par les résultats des populations en pur. L'utilisation des mélanges constitue des conditions de milieu biologique permettant une bonne discrimination entre populations ou lors des essais de descendances, chez le Trèfle violet.

Introduction

L'objectif des travaux effectués à Lodi sur la Luzerne (ROTILI, 1970, 1975; ROTILI et ZANNONE, 1975; ROTILI *et al.*, 1976) est l'étude du fonctionnement des « populations » à une densité voisine de celle employée dans la pratique agricole.

[1] Ce travail a été réalisé grâce à une subvention du C.N.R. dans le cadre de la collaboration C.N.R.-C.N.R.S.

[2] Article rédigé à l'occasion du Séminaire du Département de Génétique et Amélioration des Plantes « Statégies et Amélioration des Plantes », la Grande Motte, 22-28 octobre 1977.

En particulier, on y analyse la dynamique des facteurs en jeu tout au long de la « trajectoire » des coupes à l'intérieur de populations ou de mélanges de populations. La connaissance des types de situations qui apparaissent entre les différents individus d'une même population ou entre populations d'une même espèce devrait pouvoir contribuer à la mise au point d'une méthode d'amélioration efficace.

C'est une constatation générale que chez les espèces fourragères, aussi bien légumineuses que graminées, le choix des individus se fait en plantes isolées; il est également connu que très souvent les essais de descendances, à cause de la faible quantité de graines disponibles, sont réalisés dans les mêmes conditions. De cette manière, on aboutit à la fabrication de cultivars dans des conditions très différentes de celles où ils seront utilisés. Les conséquences de cette façon de procéder doivent être connues afin de pouvoir ensuite proposer des solutions techniques adaptées.

Grâce à des recherches réalisées sur la Luzerne, ont été étudiés les effets de la densité et de l'association sur certains caractères quantitatifs, ainsi que des paramètres comme l'héritabilité (ROTILI et ZANNONE, 1975), les aptitudes à la combinaison. En outre, les rapports entre l'homogénéité génétique et le rendement, et entre cette même homogénéité et la persistance du matériel, c'est-à-dire l'adaptation aux régimes de coupes selon les saisons et les années, ont été analysés, en d'autres termes la résistance aux exploitations. Nous avons ainsi cherché à répondre à la question que de nombreux sélectionneurs se posent à propos de la possibilité de fabriquer des mélanges à rendement global supérieur au meilleur partenaire cultivé en pur, en contrôlant la concurrence.

Or le mélange est presque toujours inférieur à ce dernier constituant. C'est la conséquence du fait qu'il apparaît très peu de situations de *coopération*, ou de situations de *compétition* avec surcompensation[1], les seules en mesure de conduire à un mélange valable. Rappelons qu'il y a surcompensation dans une association binaire (i, j) :

1. Si les quantités $(y_{i/j} - y_{i/i})$ et $(y_{j/i} - y_{j/j})$ sont de signes contraires, par rapport aux cultures pures,

avec $y_{i/j}$ = mesure sur i en présence de j,
$y_{i/i}$ = mesure sur i en présence de i,

et symétriquement pour $y_{j/i}$ et $y_{j/j}$;

2. Si les gains sont supérieurs aux pertes (JACQUARD, 1973).

La persistance et par conséquent l'adaptabilité d'un cultivar semble en corrélation positive avec son homogénéité, contrairement aux hypothèses émises par de nombreux auteurs (et par nous-même, dans un premier temps). L'explication en est la suivante : dans un matériel génétiquement assez homogène (famille, hybrides simples...) sous un régime de coupe d'intensité moyenne, au moment de la récolte (effectuée à 5 p. 100 de floraison), un pourcentage très élevé d'individus a déjà reconstitué presque complètement ses réserves racinaires et se trouve, par ce fait, dans des conditions meilleures pour surmonter sans trop de dommages le choc de la coupe, ce qui ne serait pas le cas dans un peuplement hétérogène. D'ailleurs, la vitesse de réduction de l'effectif d'une luzernière est en relation inverse avec la base génétique, et peut ainsi passer de 70 à 30 p. 100 (ROTILI et ZANNONE,

[1] Les associations peuvent conduire aux types suivants de situations : *compétition* quand une population est avantagée par rapport à sa culture pure pendant que l'autre population est diminuée; *opposition* quand les deux populations sont désavantagée par rapport à leurs cultures pures respectives; *coopération* quand les deux populations présentent un avantage.

1975, tabl. 9). Les valeurs les plus élevées de mortalité se rencontrent dans les variétés à bases les plus larges. Ceci résulte de la relation entre étendue de la base génétique et gamme de variabilité pour la précocité, et, par conséquent, pour le niveau de stockage des réserves au moment de la coupe.

En ce qui concerne les dispositifs à utiliser dans les essais de descendance (parcelle pure ou mélange), la prise en considération des effets d'association impose de vérifier expérimentalement si de tels effets interfèrent sur les appréciations. Il est nécessaire de savoir si les descendances qui se sont montrées les meilleures en parcelles pures aboutiront vraiment à la constitution de la meilleure variété synthétique, celle-ci n'étant autre qu'un mélange de groupes, d'individus apparentés génétiquement, différents. Chez la Luzerne, le dispositif en parcelle pure reste le meilleur, du fait qu'il donne une information valable avec le minimum de difficultés techniques. Ceci veut dire que les effets d'associations jouent un rôle secondaire dans les dispositifs d'appréciation des aptitudes à la combinaison des parents.

Le but des recherches dont les résultats sont exposés ici est de savoir si les conclusions tirées de l'étude de la Luzerne sont généralisables au Trèfle violet.

Une première analyse des données a conduit aux résultats suivants (Rotili *et al.*, 1977) :

1. les aptitudes générales à l'association et à la domination sont très significatives;

2. les meilleurs mélanges ne surpassent pas en rendement de façon significative leurs meilleurs partenaires. En l'absence de phénomènes biologiques de co-adaptation et en particulier de situations de coopération, l'objectif du sélectionneur demeure, en conséquence, celui de travailler à l'amélioration des aptitudes des populations à la culture en pur;

3. les mélanges présenteraient l'avantage d'une meilleure capacité de discrimination pour les essais de descendance, mais il est possible d'obtenir une bonne appréciation de l'aptitude à la combinaison des parents sans tenir compte des effets d'association;

Le présent article utilise le modèle de Gallais (1970) pour une meilleure évaluation de ce type particulier d'interactions génotype × milieu que constituent les aptitudes à l'association.

Matériel et méthode

Cette recherche a été réalisée à Rome, en caissettes ayant les dimensions suivantes : longueur 39 cm, largeur 18, hauteur 50. La densité était de 26 individus par caissette, la distance entre individus étant de 1,5 cm.

Nous avons utilisé les populations suivantes :

A) population naturelle (provenance : Rome).
B) sélection massale dans le cultivar (cv.) « Longevo ».
C) population naturelle.
D) cv. « Longevo ».
E) cv. « Spadone d'Ivrea ».
F) cv. « Red Head ».
G) cv. « Celtic ».

Les résultats analysés par le modèle de GALLAIS concernent le rendement en matière sèche de trois coupes successives.

La signification biologique des paramètres de ce modèle est rappelée ci-après (ROUSVOAL et GALLAIS, 1973; ASSEMAT, 1977).

α = aptitude moyenne à produire en conditions de mélange ou effet producteur,

β = influence compétitive du partenaire ou effet partenaire,

g = aptitude *générale à l'association*; c'est la production moyenne des associations dans lesquelles figure une population : $g = \frac{1}{2}(\alpha + \beta)$,

s = aptitude *particulière* de deux populations à donner une production en *association* différente de celle prévue par l'additivité de l'aptitude générale à l'association de ses composantes,

c = degré moyen de domination d'une population; c'est son aptitude *générale à la domination*; si $c > o$, la population est en moyenne dominante, si $c < o$, la population est dominée :

$$c = \frac{1}{2}(\alpha - \beta),$$

d = *aptitude particulière à la domination*, de deux populations.

Ce modèle permet une étude précise de l'effet de l'association sur un constituant car il permet une correction de certains des paramètres ci-dessus, grâce à une comparaison avec la monoculture. On obtient alors les nouveaux paramètres suivant :

$\bar{a}$ = *différence entre la moyenne des associations et la moyenne des cultures pures*; ce paramètre permet de voir s'il y a un avantage général des associations,

α' = effet producteur dû à l'association,

g' = *aptitude générale à l'association après correction par les différences entre monocultures*, ce qui permet d'étudier ce qui est dû à l'association : $g' = \frac{1}{2}(\alpha' + \beta)$,

c' = *aptitude générale à la domination après correction par les monocultures*, qui exprime une domination due à l'association.

Résultats

Le tableau 1 donne la signification des paramètres du modèle de GALLAIS pour les trois coupes.

L'Annexe 1 indique le type de situation rencontré aux différentes coupes, dans chaque association, par référence aux valeurs mesurées sur chaque partenaire (Annexe 2). Il n'y a que cinq situations de coopération contre 58 situations de compétition.

TABLEAU I

Signification des paramètres

Paramètres	1re coupe	2e coupe	3e coupe
$\bar{a}$	+	++	++
g	++	++	++
g'			
s			
c	++	++	++
c'	++	++	++
d			

\+ : significatif au niveau 5 %.
++ : significatif au niveau 1 %.
$\bar{a}$: différence entre la moyenne des associations et la moyenne des monocultures.
g : aptitude générale à l'association.
g' : aptitude générale à l'association après correction par les différences entre monocultures.
s : aptitude particulière à l'association.
c : aptitude générale à la domination.
c' : aptitude générale à la domination après correction par les monocultures.
d : aptitude particulière à la domination.

Le tableau 2 présente les résultats de l'analyse sur les cultures pures et les tableaux 3 à 5 sur les constituants des associations.

Les tableaux 6 à 8 récapitulent les valeurs des paramètres du modèle.

Discussions

Les différences entre les productions en culture pure des sept populations sont significatives à toutes les coupes ($p < 0{,}01$). La population A apparaît la plus productrice à la 1re coupe, la population E à la 2e, la population F à la 3e; la population G a un rendement faible à la 1re coupe, la population C à la 2e (presque deux fois plus faible que la E); la population A, à la 3e coupe, est à son tour la plus faible. Les variances résiduelles qui sont respectivement de 37,6, 27,6 et 22,1 diminuent avec le temps. La précision de l'expérience, estimée d'après le coefficient de variation des productions en pur, se situe à 10,9 p. 100 à la 1re coupe, 9,5 à la 2e et 11,4 à la 3e coupe.

On peut remarquer au tableau 2 que l'on obtient un carré moyen « Blocs » nettement inférieur au carré moyen « Erreur » à la 3e coupe. Cette situation se retrouve au tableau 5, pour les « Blocs » et « G' », au tableau 6, pour les « Blocs » et « C × Blocs ». En général, cela se produit lorsque le modèle mathématique suivi pour l'analyse est mal adapté, ce qui entraîne des conséquences gênantes lorsque l'on raisonne ensuite sur des aptitudes à l'association. Dans le cas de l'analyse de

TABLEAU 2

Analyses de variance sur les cultures pures

1re coupe

Source de variation	S. des C.	ddl	Carré Moyen	F	P
Populations	2 402,2	6	400,4	10,6	**
Blocs	279,7	4	69,9	1,9	NS
Erreur	901,7	24	37,6		
Totale	3 583,6	34			

2e coupe

Source de variation	S. des C.	ddl	Carré Moyen	F	P
Populations	4 673,2	6	778,9	28,2	**
Blocs	122,2	4	30,5	1,1	NS
Erreur	663,0	24	27,6		
Totale	5 458,4	34			

3e coupe

Source de variation	S. des C.	ddl	Carré Moyen	F	P
Populations	1 379,5	6	229,9	10,4	**
Blocs	51,7	4	12,9	0,6	NS
Erreur	529,3	24	22,1		
Totale	1 960,5	34			

variance sur les cultures pures, en 3e coupe, on a testé l'existence possible d'une forte interaction « Blocs × Populations », rendant l'effet « Blocs » insignifiant par rapport à un effet « Erreur » comportant une forte variance due à la non additivé s'ajoutant à la variance normale de l'erreur expérimentale (SNEDECOR et COCHRAN, 1967). Pour cela, on a utilisé le test d'addivité de TUKEY : le rapport des variances non-additivité à résiduelle étant de 0,42, l'hypothèse d'additivité est acceptable.

TABLEAU 3

Analyse de variance sur les sommes (a) *et les différences* (b) *des constituants de l'association*

1re coupe

Source de variation	SdC	ddl	CM	F	P	
			(*a*)			
Associations	1 220,3	20	61,0	4,86	**	
Aptitude générale à l'association (G)	948,7	6	158,1	12,58	**	
Aptitude particulière à l'association	271,7	14	19,4	1,54		
Moyenne A	287,9	1	287,9	7,54	*	
Blocs	22,9	4	5,7	0,46		
G′	22,9	6	3,8	0,16		
Asso. × Blocs	9 628,1	80	12,0	0,96		
G × Blocs	259,3	24	10,8	0,86		
Erreur	703,5	56	12,6 = σ_t^2			Erreur G′ = 24,3 Erreur A = 40,7
			(*b*)			
Associations	5 663,7	21	269,7	8,91	**	
Aptitude générale à la domination (*c*)	5 278,6	6	879,8	29,07	**	
Aptitude particulière à la domination	385,1	15	25,7	0,85		
C′	3 103,5	6	517,2	11,08	**	
Asso. × Blocs	2 348,3	84	28,0	0,92		
C × Blocs	653,8	24	27,2	0,90		
Erreur	1 694,5	56	30,3 = σ_u^2			Erreur C′ = 46,7

* P = 5 %, ** P = 1 %.

L'analyse sur les associations seules comporte d'abord *une analyse sur la somme des constituants de l'association.*

Les associations produisent des quantités de matière sèche différentes à chaque coupe (tabl. 3 à 5, effet « associations »). Compte tenu de la précision, les associations qui produisent le plus sont :

1re coupe CD, AC, AD, AB,
2e coupe FG, DF, EF, DE, BF, DG, BE, EG,
3e coupe DF, FG, EF, BF, AF, EG.

L'aptitude générale à l'association permet d'expliquer globalement le rendement des associations (tabl. 3 à 5) à toutes les coupes : l'aptitude particulière à l'association n'est jamais significative et sa variance est de plus en plus faible au regard de celle de l'AGA. Cependant, l'association CD, d'une part, aux trois coupes, et les associations AD (à la 1re et à la 3e coupe) et AC (à la 2e coupe), d'autre part,

TABLEAU 4

Analyse de variance sur les sommes (a) *et les différences* (b) *des constituants de l'association*

2e coupe

Source de variation	SdC	ddl	CM	F	P	
			(*a*)			
Associations	1 076,6	20	53,8	7,58	**	
Aptitude générale à l'association (G)	892,1	6	148,7	20,96	**	
Aptitude particulière à l'association	184,5	14	13,2	1,85		
Moyenne A	411,9	1	411,9	14,81	**	
Blocs	4,5	4	1,1	0,26		
G'	117,9	6	19,6	1,25		
Asso. × Blocs	563,4	80	7,0	0,99		
G × Blocs	166,2	24	6,9	0,98		Erreur G' = 15,7
Erreur	397,2	56	7,1			Erreur A = 27,8
			(*b*)			
Associations	1 4779,7	21	703,8	41,10	**	
Aptitude générale à la domination (C)	14 583,2	6	2 430,5	141,92	**	
Aptitude particulière à la domination	196,5	15	13,1	0,77		
C'	6 548,0	6	1 091,3	37,36	**	
Asso. × Blocs	1 428,2	84	17,0	0,99		
C × Blocs	469,1	24	19,5	0,14		
Erreur	959,0	56	17,1			Erreur C' = 29,2

* P = 5 %, ** P = 1 %.

ont tendance à produire plus ou moins que ne le laissent prévoir les AGA des populations associées, ceci sur la base des s_{ij}.

L'analyse sur les différences des constituants de l'association révèle l'existence d'une grande variabilité dans la domination au sein des associations (tabl. 3 à 5). L'AGD rend compte en grande partie de cette variation entre populations. Ceci indique que, pour les 3 coupes, la domination est une propriété des populations et non des associations :

$$\frac{1}{2}(y_{i/j} - y_{i/i}) \simeq c_i - c_j$$

Les analyses précédentes permettent une *analyse sur les constituants* des associations, c'est-à-dire une estimation des paramètres (tabl. 6 à 8). Compte tenu de la remarque faite précédemment, quant à l'infériorité du carré moyen des « Blocs » par rapport au carré moyen de l' « Erreur », on peut se demander si le modèle d'analyse n'étant pas totalement approprié, il ne serait pas intéressant de

TABLEAU 5

Analyse de variance sur les sommes (a) *et les différences* (b) *des constituants de l'association*

3e coupe

Source de variation	SdC	ddl	CM	F	P	
			(*a*)			
Association	410,4	20	20,5	4,92	**	
Aptitude générale à l'association (G)	349,0	6	58,2	13,96	**	
Aptitude particulière à l'association	61,4	14	4,4	1,05		
Moyenne A	241,3	1	241,3	11,65	**	
Blocs	63,4	4	15,9	3,81	**	
G′	41,6	6	6,9	0,63		
Assoc. × Blocs	306,2	80	3,8	0,92		
G × Blocs	72,8	24	3,03	0,73		
Erreur	233,4	56	4,2			Erreur G′ = 11,1 Erreur A = 20,7
			(*b*)			
Associations	6 266,3	21	298,4	28,17	**	
Aptitude générale à la domination (C)	6 158,2	6	1 026,4	96,91		
Aptitude particulière à la domination	108,2	15	7,2	0,68		
C′	3 364,8	6	560,8	7,71		
Assoc. × Blocs	951,9	84	11,3	1,07		
C × Blocs	358,8	24	14,9	1,41		
Erreur	593,1	56	10,6			Erreur C′ = 20,2

* P = 5 %, ** P = 1 %.

TABLEAU 6

Valeurs prises par les paramètres du modèle
(Effets moyens) : les valeurs qui dépassent deux fois l'écart-type sont en italique

(1re coupe)

Populations	Y_{ii}(1)	α_i	β_i	g_i	g'_i	c_i	c'_i	α'_i
A	67,9	*2,80*	*3,16*	*2,98*	0,04	— 0,18	— *3,12*	— 3,08
B	62,6	*7,03*	— *3,41*	*1,81*	0,18	*5,22*	*3,59*	3,77
C	55,8	— *4,25*	*4,51*	0,13	0,19	4,38	— *4,31*	— 4,13
D	63,6	*10,38*	— *5,38*	*2,50*	0,62	*7,88*	*6,00*	*6,62*
E	49,4	— *5,24*	0,68	— *2,28*	— 0,60	— *2,96*	— 1,28	— 1,88
F	50,0	— *1,58*	— 1,98	— *1,78*	— 0,25	0,20	1,73	1,48
G	*43,4* SS	— *9,13*	2,43	— *3,35* SS	— 0,17 NS	— *5,78* SS	— *2,61*	— 2,77
σ_i	6,1	1,25	1,25	0,65	0,91	0,85	1,06	3,25

(1) $\overline{Y}_{ii} = 56,1$.
$\alpha' = 2g' - \beta$ = effet producteur dû à l'association.

TABLEAU 7

Valeurs prises par les paramètres du modèle (effets moyens) : les valeurs qui dépassent deux fois l'écart-type sont en italique

(2e coupe)

Populations	Y_{ii}[1]	α_i	β_i	g_i	g'_i	c_i	c'_i	α'_i
A	*38,1*	*— 14,07*	*7,61*	*— 3,23*	1,01	*— 10,84*	*— 6,60*	*— 5,59*
B.	56,9	*6,27*	*4,57*	0,95	0,38	*5,42*	*4,95*	5,33
C	*36,5*	*— 15,72*	*8,22*	*— 3,75*	0,89	*— 11,97*	*— 7,33*	*— 6,44*
D	63,9	*9,24*	*— 5,74*	*1,75*	— 0,45	*7,49*	*5,29*	4,84
E	*66,5*	*5,63*	*— 2,73*	*1,45*	— 1,40	*4,18*	1,33	— 0,07
F.	62,7	*9,32*	*— 4,94*	*2,19*	0,28	*7,13*	*5,23*	5,50
G	60,9	— 0,68	*2,14*	0,73	— 0,72	*— 1,41*	*— 2,86*	— 3,58
	SS			SS	NS	SS	SS	
σ_i	5,3	0,97	0,97	0,49	0,73	0,64	0,84	2,75

(1) $\overline{Y}_{ii} = 55{,}1$.

TABLEAU 8

Valeurs prises par les paramètres du modèle (effets moyens) : les valeurs qui dépassent deux fois l'écart-type sont en italique

(3e coupe)

Populations	Y_{ii}[1]	α_i	β_i	g_i	g'_i	c_i	c'_i	α'_i
A	32,3	*— 9,32*	*— 5,58*	*— 1,87*	0,36	*— 7,45*	*— 5,22*	*13,78*
B.	39,6	2,12	— 2,56	0,22	0,20	2,34	2,76	2,96
C	33,7	*— 9,25*	*5,67*	*1,79*	0,23	*— 7,46*	*— 5,44*	*— 5,21*
D	41,4	*2,67*	*2,63*	0,02	— 0,02	*2,65*	*2,60*	2,59
E	44,8	*4,03*	*— 1,97*	*1,03*	0,15	*3,00*	*2,12*	2,27
F.	50,1	*9,01*	*— 4,11*	*2,45*	0,25	*6,56*	*4,36*	4,61
G	47,4	0,73	0,01	0,37	— 1,16	0,36	— 1,18	— 2,33
	SS			SS	NS	SS	SS	
σ_i	4,7	0,79	0,79	0,38	0,62	0,5	0,7	2,43

(1) $\overline{Y}_{ii} = 41{,}36$.

comparer les estimations données avec ce que fournirait une autre technique (celle de MANDEL, par exemple, citée par BRIAN, 1977). Cette comparaison pourrait faire l'objet d'une publication ultérieure.

Ceci étant, le test d'additivité appliqué précédemment semble permettre l'exécution de tests de signification sur les paramètres sans prendre trop de risques.

Les deux paramètres, effet producteur (2e colonne des tabl. 6 à 8) et effet partenaire ou agressivité (3e colonne) conduisent à répartir les populations en groupes :

Groupes	I	II	III	IV	V
Coupe :					
1	B, D	C, E, G	A	F	
2	D, E, F	A, C, G	B		
3	B, D, E, F	C		A	G
Effet producteur (α) .	+	—	+	—	+
Effet partenaire (β) .	—	+	+	—	o

N.B. : Un effet producteur positif correspond à une forte productivité, un effet producteur négatif a une faible productivité; un effet partenaire positif est stimulant pour le partenaire, négatif, il correspond à une agressivité.

En définitive, on remarquera l'absence d'interaction entre les effets producteurs et partenaires :

$$y_{i/j} \simeq \mu + \alpha_i + \beta_j$$

et la forte liaison négative entre effets, producteur et partenaire, d'une population (corrélation linéaire : 1re coupe $r = -0{,}746$ $\alpha = 0{,}05$; 2e coupe $r = -0{,}873$ $\alpha = 0{,}01$; 3e coupe $r = -0{,}976$ $\alpha < 0{,}01$). Cette antinomie entre production et stimulation explique que l'on ne trouve pas d'associations très productives; en général :

$$\frac{1}{2}(y_{i/j} + y_{j/i}) \simeq \mu + (\alpha_i + \beta_i) + (\alpha_j + \beta_j).$$

En d'autres termes, il y a *compensation*, dans l'association binaire, le gain d'une des populations — par rapport à sa valeur en culture pure — est annulé par la perte de l'autre population.

L'analyse combinée des associations et des cultures pures est donnée aux tableaux 3 à 5 sous la forme de l'analyse de variance des sommes et des différences des déformations plastiques absolues. Les moyennes des associations et des cultures pures à chaque coupe se présentent ainsi :

Coupe	Associations	Cultures pures	
1	58,4	56,1	S
2	57,8	55,1	SS
3	43,4	41,2	SS

Les associations sont toujours significativement supérieures aux cultures pures. L'aptitude générale à l'association corrigée, par les différences entre cultures pures, n'est pas statistiquement différente de 0 : le comportement moyen en association est explicable par les résultats des populations en cultures pures. Cela revient au même de dire que la production moyenne d'une population dans une association constituée avec n'importe laquelle des 5 autres populations ne diffère pas de sa production en culture pure :

$$g_i \simeq \frac{1}{4} v_i \qquad \text{avec} \qquad g'_i = g_i - \frac{1}{4} v_i$$

Ces résultats semblent contradictoires car les effets « association » sont toujours significatifs, c'est-à-dire que la production de certaines populations, en association, est significativement supérieure à leur production en pur, et que les différences entre cultures pures et entre valeurs en association sont les mêmes (à un simple changement d'origine près). En fait, ce sont les classements qui sont concernés.

Au niveau de l'analyse des différences, une aptitude générale à la domination corrigée existe : à l'intérieur des associations, la domination moyenne n'est pas totalement explicable par les différences de production des populations en culture pure. La domination n'est pas directement prévisible à partir de l'écart entre les monocultures :

$$\frac{1}{2}(y_{ij} - y_{ji}) > \frac{1}{4}(y_{ii} - y_{jj}).$$

On peut seulement dire, si $y_{ii} > y_{jj}$, alors $y_{i/j} > y_{j/i}$.

On remarquera la forte corrélation positive entre les paramètres de domination moyenne, avant et après correction par les cultures pures.

Les aptitudes particulières sont nulles.

Si l'on compare ces résultats avec ceux obtenus pour la Luzerne (ASSEMAT, 1977) en ne prenant en compte que les trois premières coupes de cette espèce, on constate que les résultats sont identiques pour :

les différences entre cultures pures (significatives),
les aptitudes générales à l'association (significatives),
les aptitudes particulières à l'association (non significatives),
les aptitudes générales à l'association corrigées (non significatives),
la domination dans les associations (significative),
les aptitudes générales à la domination (significatives),
les aptitudes particulières à la domination (non significatives),
les aptitudes générales à la domination corrigées (significatives);

par contre, alors que l'effet « production des associations » est toujours très significatif chez le Trèfle violet, avec la Luzerne, cet effet n'est très significatif qu'à la 1re coupe; il est « non significatif » à la seconde, et seulement significatif à la 3e (pour devenir à nouveau « non significatif » pour les autres coupes). La grande différence réside dans la comparaison de la moyenne des associations à celle des cultures pures, toujours non significative chez la Luzerne, significative à la 1re coupe, chez le Trèfle violet, très significative ensuite.

Conclusions

L'examen des résultats de cette expérience permet d'avancer que :

1. dans presque tous les cas, le résultat de l'association peut être prévu à partir des productions en monoculture; ainsi dans l'association binaire, il y a *compensation*; il est possible de sélectionner en pur pour la valeur en association;

2. cependant, il y a parfois des compensations partielles;

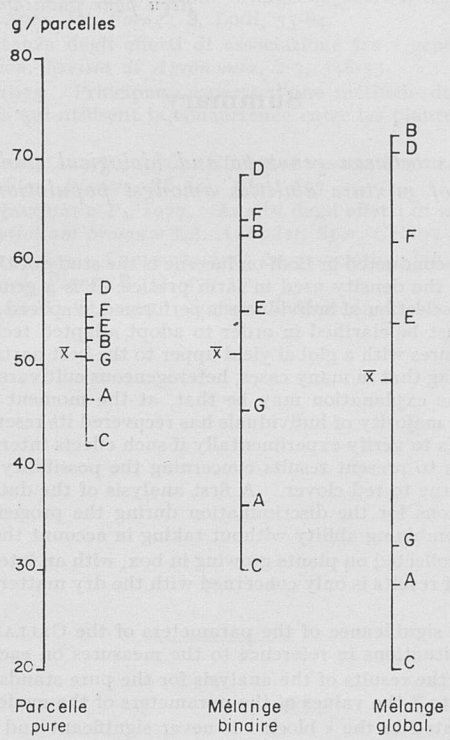


FIG. 1. — *Rang de classement des populations en culture pure et en mélange (Rendement en matière sèche). Moyenne de 3 coupes.* (ROTILI *et al.*, 1977).

3. la quasi-absence d'interactions dans le modèle et l'existence d'une compensation indiquent que le comportement en association des populations est presque identique.

Il est particulièrement évident, sur la figure 1, que l'utilisation de mélanges entraîne une discrimination plus précise et que, par conséquent, cette technique a une meilleure efficacité. L'absence d'interactions que révèle la coïncidence des classements ne résulte pas d'une trop grande parenté du matériel puisque seule la population B dérive par sélection massale de la population D (cv. « Longevo »).

Quant à la question de savoir si la meilleure des associations est supérieure

à la meilleure des cultures pures, les résultats précédemment publiés (ROTILI *et al.*, 1977) indiquent que la meilleure association D + F produit, en moyenne sur trois coupes, 2 p. 100 de plus que la meilleure culture pure (D) ce qui n'est pas significatif. Ajoutons que si l'on compare, sur la base du même critère de production moyenne, les 21 mélanges, le gain le plus important d'une association par rapport à son partenaire le meilleur ne dépasse pas 6 p. 100 (association B + F) sans que ce gain soit significatif.

Tout en apportant une réponse à certaines interrogations des sélectionneurs, cette étude peut contribuer utilement à résoudre certains des problèmes soulevés par la prise en compte de la concurrence, en sélection végétale, afin de la contrôler.

Reçu pour publication en janvier 1978.

Summary

Interactions between genotype and biological environment: diallel analysis of mixture abilities amongst populations of red clover

The aim of the works conducted in Lodi on lucerne is the study of the functioning of « populations » at a density near the density used in farm pratice. It is a general feature, in contrast, that, in foragge crops, the selection of individuals is performed in spaced plants. The consequences of such a methode must be clarified in order to adopt adapted technics of screening. The possibility of making mixtures with a global yield upper to the best partner grown in pure stand is still open. It is surprising that in many cases, heterogeneous cultivars are not so well adapted as homogeneous one. The explanation may be that, at the moment of the harvest (realized at 5 p. 100 of flowering), a majority of individuals has recovered its reserves. Taking in account the effects of mixture needs to verify experimentally if such effects interfer with the evaluations. The object of the paper is to present results concerning the possibility of generalization of the conclusions drawn on luzerne to red clover. A first analysis of the data has indicated that the mixtures are good conditions for the discrimination during the progenies trials, but that it is possible to evaluate the combining ability without taking in account the mixture abilities.

The data have been collected on plants growing in box, with an interval between individuals of 1.5 cm. The analysis of results is only concerned with the dry matter yield of three successive cuttings.

The table 1 give the significance of the parameters of the GALLAIS's model. Appendix 1 shows the nature of the situations in reference to the measures on each partner (Appendix 2).

The table 2 presents the results of the analysis for the pure stands and the table 3 to 5 for the mixtures. On tables 6 to 8 the values of the parameters of the model are indicated.

The variation originated in the « block » is never significant and may be included in the residual error to increase the accuracy of the test.

The mixtures yield different amount of dry matter at each cutting (Tab. 3 to 5, « association » effect), and always this amount is explained by the mixture general ability : the specific ability is never significant. The analysis on the differences between partners of a mixture shows a great variability. The preceding analyses allow to make an analysis on the partners of the mixtures, that is to say, an estimation of the production effect and of the partner effect. So five groups of populations can be distinguished. The analysis of variance on the sums and on the differences of absolute plastic deviations is performed by a combined analysis of mixtures and pure stands. The means of mixtures and of pure stands are given for each cutting. The mean performance of the mixtures is explained by the results of the populations in pure stands. So, the mean production of a population in mixture is not different from its production in pure stand.

In conclusion, it is very clear, from the figure 1, that the use of mixtures give a good discrimination of the populations.

Références bibliographiques

ASSEMAT L., 1977. *Modèles d'analyse de la concurrence entre populations végétales.* Thèse Doc. Spécialité Sciences biologiques, mention Écologie, U.S.T.L., Montpellier, 112 p.

BRIAN C., 1977. Les interactions génotype × environnement : méthodes d'étude statistique basées sur la régression. *TDR*(*), **6**, 351-365.

GALLAIS A., 1970. Modèle pour l'étude des relations d'association binaire. *Biométr. Praxim.*, **11**, 51-80.

JACQUARD P., 1973. *Glossaire de Termes et Définitions*, Eucarpia, Section « Plantes Fourragères », CEPE, Montpellier, Ed., 36 p. (miméo).

ROTILI P., 1970. Gli effetti della competizione intergenotipica nel test di progenie da policross in erba medica. *Quad. Sper. Ist. Forag.*, **2**, Lodi, 53-64.

ROTILI P., 1975. Importanza degli effetti di associazione tra « genotipi » nel miglioramento genetico dell'erba medica. *Rivista di Agronomia*, 2-3, 348-55.

ROTILI P., ZANNONE L., 1975. Principaux aspects d'une méthode de sélection de la Luzerne basée sur des dispositifs qui utilisent la concurrence entre les plantes. *Ann. Amélior. Plantes*, **25** (1), 29-49.

ROTILI P., ZANNONE L., JACQUARD P., 1976. Effects of association on the evaluation of Lucerne populations. *Ann. Amélior. Plantes*, **25** (2), 139-1 955.

ROTILI P., ZANNONE L., JACQUARD P., 1977. Analisi degli effetti di associazione in popolazioni di Trifoglio violetto (*Trifolium pratense* L.). *Ann. Ist. Sper. Colture Foraggere, Lodi*, **1**, 57-69.

ROUSVOAL D., GALLAIS A., 1973. Comportemnet en association binaire de cinq espèces d'une prairie permanente. *Oecol. Plant.*, **8** (3), 279-300.

SNEDECOR G. W., COCHRAN W. G., 1967. *Statistical Methods*, 6e Ed., Iowa State Univ. Press, Ames, 503 p.

(*) TDR, Bulletin de liaison interne du Département de Génétique et d'Amélioration des Plantes de l'I.N.R.A., a une circulation restreinte; une copie de l'article cité peut être obtenue en s'adressant au Département de Génétique et d'Amélioration des Plantes, 11, rue Jean Nicot, 75007 Paris, ou à l'auteur.

Annexe 1

Type de situations pour les différentes coupes exprimés par le signe de la déviation par rapport aux cultures pures

Association	1re coupe		2e coupe		3e coupe	
AB	—	+	—	+	—	+
AC	+	+	+	—	+	+
AD	—	+	—	+	—	+
AE	—	+	—	+	—	+
AF	—	+	—	+	—	+
AG	+	+	—	+	—	+
BC	+	—	+	—	+	—
BD	—	+	—	+	—	—
BE	+	—	+	—	+	—
BF	+	—	+	+	+	—
BG	+	—	+	—	+	—
CD	—	+	—	+	—	+
CE	+	—	—	+	—	+
CF	—	+	—	+	—	+
CG	—	+	—	+	—	+
DE	+	—	+	—	+	+
DF	+	—	—	+	—	+
DG	+	—	+	—	+	—
EF	—	+	—	+	—	+
EG	+	—	+	—	+	—
FG	+	—	+	+	+	—

Annexe 2

Valeurs mesurées sur chaque partenaire (A, ---, G) à chaque coupe (1C., ..., 3C.) et pour la somme des coupes (italique)

	A		B		C		D		E		F		G	
	1C.	67,9	25,9	38,2	37,0	29,7	26,4	37,8	29,7	31,4	31,4	31,8	38,3	23,4
	2C.	38,1	13,4	43,4	13,6	16,9	10,8	45,8	10,8	46,9	11,2	44,2	16,6	35,9
A	3C.	32,3	10,1	28,6	18,0	17,4	10,4	26,5	9,6	33,4	9,4	37,4	11,0	29,5
			A	B	A	C	A	D	A	E	A	F	A	G
		138,3	*49,4*	*110,2*	*68,6*	*64,0*	*47,6*	*110,1*	*50,1*	*111,7*	*57,0*	*113,4*	*65,9*	*88,8*
				62,6	41,8	21,2	26,2	36,4	40,2	21,8	36,9	24,6	37,5	17,8
				56,9	45,7	9,8	25,4	33,2	33,2	28,7	29,5	33,1	38,1	22,6
B				39,6	29,2	9,9	19,0	22,2	23,5	22,0	20,0	28,4	25,2	19,8
					B	C	B	D	B	E	B	F	B	G
				159,1	*116,7*	*40,9*	*70,6*	*91,8*	*96,9*	*72,5*	*86,4*	*86,1*	*100,8*	*60,2*
						55,8	19,3	50,7	28,2	24,0	20,4	30,8	26,3	22,2
						36,5	9,2	49,3	12,3	40,0	9,9	46,1	12,7	37,7
C						33,2	10,1	33,9	10,6	31,5	8,6	33,8	12,2	26,9
							C	D	C	E	C	F	C	G
						129,5	*28,6*	*133,9*	*51,1*	*95,5*	*38,9*	*110,7*	*51,2*	*86,8*
								63,6	37,9	20,2	35,2	24,6	44,9	15,8
								63,9	33,8	29,8	31,4	33,2	41,2	21,3
D								41,4	21,7	23,2	20,0	29,1	24,2	19,8
									D	E	D	F	D	G
								158,9	*93,4*	*73,2*	*86,6*	*87,0*	*110,3*	*56,9*
										49,4	20,7	29,6	25,0	18,9
										66,5	27,0	36,8	37,6	24,1
E										44,8	19,5	29,2	26,6	19,5
											E	F	E	G
										160,7	*67,2*	*95,6*	*89,2*	*62,5*
												50,0	26,9	19,8
												62,7	40,8	25,6
F												50,1	30,2	18,4
													F	G
												162,8	*97,9*	*63,8*
														43,4
G														60,9
														47,4
														151,7

Ann. Amélior. Plantes, 1978, **28** (3), 327-332.

Réaction de certains génotypes de Tournesol résistants au Mildiou (*Plasmopara helianthi*) au test de résistance sur plantule

Felicity VEAR

avec la collaboration technique de Jacqueline PHILIPPON

Station d'Amélioration des Plantes, I.N.R.A., Domaine de Crouelle, 63100 Clermont-Ferrand

Résumé

Avec certains génotypes de Tournesol ayant un gène de résistance au Mildiou (*Plasmopara helianthi*) une sporulation peut apparaître sur les cotylédons 2 semaines après l'inoculation de graines germées. Cependant, pendant les 2 semaines suivantes, les cotylédons meurent et les plantes, ne montrant plus de symptômes, se développent normalement. Il est donc proposé que le critère de résistance au Mildiou avec le test sur plantule consiste en l'absence de sporulation sur les vraies feuilles.

La pénétrance du caractère « sporulation sur cotylédons » semble incomplète car des lignées et des hybrides F_1 n'ont pas de réactions homogènes. De plus, les réactions de descendances F_2 issues de plantes avec et sans symptômes d'une seule F_1, ne sont pas différentes.

La sporulation sur cotylédons est la plus fréquente avec le gène Pl_1 mais peut apparaître en présence des autres gènes Pl. Des différences entre lignées ayant le même gène Pl suggèrent que le caractère pourrait être déterminé par d'autres gènes. L'expression du caractère est plus fréquente en présence d'un gène Pl à l'état hétérozygote que quand ce même gène est à l'état homozygote, peut-être à cause d'une épistasie des gènes Pl.

Introduction

La sélection de lignées de Tournesol résistantes au Mildiou (*Plasmopara helianthi* NOV.) et le jugement de la pureté des hybrides issus de parents mâles résistants sont rendus possible par l'emploi d'un test de résistance sur plantules (LECLERCQ *et al.*, 1970). La présence ou l'absence de sporanges sur les cotylédons de plantules âgées de 15 jours était jusqu'ici considérée comme l'indication de la sensibilité ou de la résistance.

Cependant, comme l'a montré ALLARD (communication personnelle, 1976),

la résistance au Mildiou ne réside pas dans la résistance à la pénétration de l'agent pathogène, mais dans la formation, à un niveau variable dans la plante, d'une barrière s'opposant à la progression du champignon. Dans certaines études de résistance employant le test sur plantules nous avons trouvé un excès de plantes sensibles (VEAR, 1973) et selon CUK (communication personnelle, 1975) la sporulation sur les cotylédons ne constitue pas une indication de sensibilité pour certaines lignées.

La présente note a pour but d'exposer les premiers résultats obtenus, dans l'étude de ce problème et de proposer une modification de l'interprétation du test de sensibilité sur plantules qui tienne compte de ces résultats.

Matériel et méthodes

Les lignées de Tournesol font partie de la collection maintenue à Clermont-Ferrand.

Le test de résistance a été décrit en détail par LECLERCQ *et al.*, (1970) et VEAR et LECLERCQ (1971). Il consiste dans le trempage de graines germée depuis 48 h (dont la radicule est visible) dans une suspension de zoosporanges deux jours de suite pendant 3 h chaque jour. Les graines sont ensuite repiquées dans des bacs contenant du terreau, maintenus en chambre climatisée à 17 °C. Deux semaines après, les bacs sont arrosés et recouverts d'une feuille de plastique durant une nuit. Le lendemain on note la présence ou l'absence de zoosporanges sur les cotylédons et les vraies feuilles des plantes.

Résultats et discussion

Le tableau 1 présente une série de résultats concernant des lignées résistantes et des descendances obtenues à partir de croisements entre ces lignées et des lignées sensibles. Dans un certain nombre de cas, nous avons observé des plantules manifestant une sporulation sur les cotylédons seulement, mais pas sur les vraies feuilles (plantes notées « douteuses » dans le tabl. 1). Ces plantes ont été conservées et observées à nouveau deux semaines plus tard. Elles ne présentaient plus de symptômes de Mildiou, les cotylédons étant morts et les vraies feuilles indemnes (fig. 1). La croissance de ces plantes ne différait pas de celle des plantes non inoculées. Les plantes montrant une sporulation seulement sur les cotylédons étaient donc effectivement résistantes. En conséquence, nous proposons que le critère primaire de la résistance soit l'absence de sporulation sur les vraies feuilles. Un critère secondaire, valable plus pour des hybrides vigoureux que pour des lignées plus faibles, consiste en la différence de croissance des plantules. L'infection par le Mildiou réduit très souvent la croissance des plantules sensibles : les feuilles se développent mal et présentent des symptômes de chloroses; au contraire, la croissance des plantes initialement classées comme « douteuses » est beaucoup plus rapide et les feuilles se développent normalement.

Le tableau 1 montre que la réaction de certaines lignées varie d'une inoculation à l'autre et qu'il est rare de trouver 100 p. 100 de plantes présentant des sporanges sur les cotylédons, bien que toutes les plantes d'une lignée ou d'une descendance F_1

TABLEAU I

Réaction de lignées résistantes au Mildiou et de leurs descendances au test sur plantule

Descendance	Gène de résistance	Phénotype sensible	Phénotype résistant		Ségrégation observée
			Douteux	Sans sporulation	
Rha 265	Pl_1	0	0	22	
Rha 265		0	6	22	
(Cm 35 × Rha 265) F_1		0	1	14	
(Cm 67 × Rha 265)F_1		0	17	3	
(Cm 80 × Rha 265) F_1		0	6	9	
(Cm × Rha 265) F_2		24	42	27	1 *s* : 3 *r*
Rha 266	Pl_1	0	9	20	
(Cm 67 × Rha 266)F_1		0	20	3	
(Cm × Rha 266) F_2		10	9	11	1 *s* : 3 *r*
CAD 61	Pl_1	0	0	12	
CAD 63		0	2	15	
Zn 41	Pl_2	0	0	42	
(Cm 35 × Zn 41) F_1		0	0	18	
(Cm 67 × Zn 41) F_1		0	0	20	
(Cm 80 × Zn 41) F_1		0	0	18	
(Cm × Zn 41) F_2		43	11	167	1 *s* : 3 *r*
Rha 271	Pl_2	0	2	22	
Rha 271		0	0	21	
(Cm × Rha 271) F_2		26	0	110	1 *s* : 3 *r*
HIR 34	Pl_4	0	0	25	
CHIR 3		0	13	0	
(Cem BJ. HIR 34)a. 5. 10F_5		0	0	56	
(Cem BJ. HIR 34)a. 6. 3F_4		0	10	52	
(Cem BJ. HIR 34)a. 6. 5F_5		0	38	27	
(Cem BJ. HIR 34)a. 6. 12F_5		0	0	75	
(Cem BJ. HIR 34)a. 6. 11F_5		0	21	1	

puissent être considérées comme génétiquement semblables. Il semble donc que la pénétrance du caractère « sporulation sur cotylédons » ne soit pas complète. Nous avons obtenu confirmation de ce fait en observant des descendances F_2 produites à partir de plantes F_1 résistantes douteuses ou sans symptôme, issues d'un croisement entre une lignée sensible 5 M 26 et une lignée résistante S 141. Les résultats sont portés dans le tableau 2. Dans les descendances des plantes F_1 douteuses il n'y avait pas plus de plantes douteuses que dans les descendances de plantes F_1 sans symptômes. Les différences phénotypiques observées entre plantes F_1 n'étaient donc pas d'origine génétique mais seulement dues à une pénétrance incomplète du caractère. Des petites différences de synchronisation des premières phases de croissance des plantules et l'entrée dans les radicules au hasard des zoospores pourraient agir sur l'apparition éventuelle de sporulation sur les cotylédons (ALLARD, communication personnelle).

Malgré ce problème de pénétrance on peut noter dans le tableau 1 que les plantes douteuses sont les plus nombreuses dans les descendances qui contiennent le gène de résistance Pl_1 (Rha 265, Rha 266 etc...). Cependant, nous en avons observé dans des descendances possédant d'autres gènes de résistance. De plus,

il y a des grandes différences de réaction entre descendances avec le même gène de résistance. La sporulation sur cotylédons ne semble donc pas être entièrement l'expression spécifique d'un gène de résistance, mais gouvernée, au moins en partie, par des gènes modificateurs. Notons que des différences de réaction ont été observées entre lignées sensibles (VEAR, 1974), il n'est donc pas étonnant s'en voir apparaître entre lignées résistantes.

Bien qu'il faille tenir compte de la pénétrance incomplète du caractère, il y a cependant, des différences assez nettes entre les lignées résistantes et leurs descendances F_1 et F_2, les plantes « douteuses » étant plus nombreuses parmi celles-ci. Cette observation suggère que les gènes majeurs de résistance jouent un

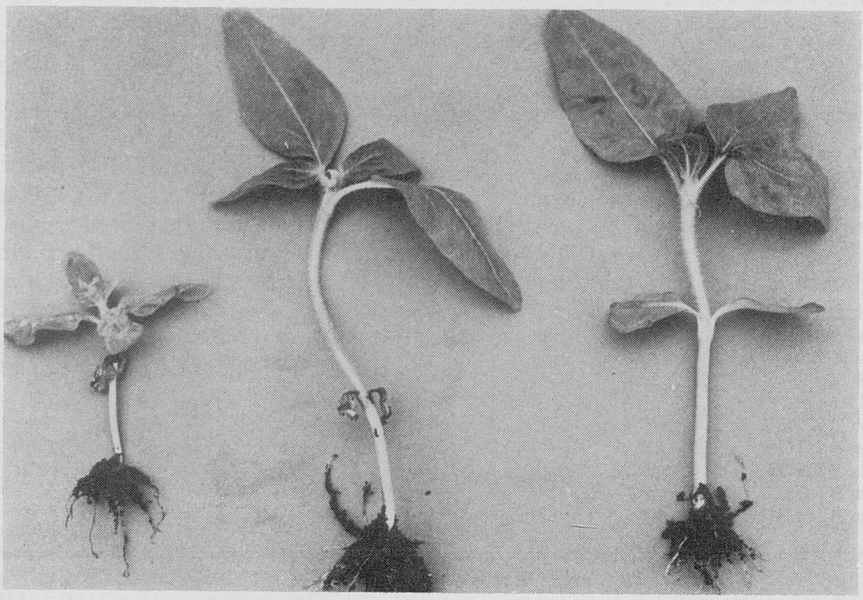


FIG. 1. — *Plantules de Tournesol agées de 4 semaines ayant subi le test de résistance au Mildiou. De gauche à droite :*

I. — Plante sensible (feuilles petites, décolorées).
II. — Plante résistante « douteuse » (cotylédons morts, feuilles normales).
III. — Plante résistante sans sporulation.

rôle épistatique sur l'expression de gènes modificateurs, de telle sorte que l'effet de ces derniers est plus évident quand le gène de résistance est à l'état hétérozygote. Cette épistasie serait plus forte pour le gène Pl_2 que Pl_1. Cette hypothèse est appuyée par la ségrégation observée dans les descendances (5 M 26 S 141) F_2. Les résultats observés diffèrent significativement de la ségrégation théorique de 1 sensible : 2 résistants douteux : 1 résistant sans symptôme que l'on pouvait attendre si seuls les hétérozygotes ont le phénotype douteux. Cependant, si on applique les taux de pénétrance observé sur les parents à cette ségrégation théorique celle-ci devient 1 sensible : 2,35 résistants douteux : 0,65 résistants sans symptôme de laquelle les résultats observés ne diffèrent pas significativement ($P < 0,05$).

TABLEAU 2

Réaction des descendances issues du croisement 5 M 26 × S 141 au test sur plantule

Descendance	Phénotype sensible	Phénotype résistant		Total	Ségrégation observée	χ^2
		Douteux	Sans sporulation			
S 141	0	14	7	21	0 *s* : 1 *r*	
(5 M 26 × S 141) F_1 . . .	0	15	3	18	0 *s* : 1 *r*	
F_2 issue de plantes F_1 sans symptômes :						
(5 M 26 × S 141) a. 1 . . .	11	11	13	35	1 *s* : 3 *r*	0,77
(5 M 26 × S 141) a. 4 . . .	9	47	0	56	1 *s* : 3 *r*	2,37
(5 M 26 × S 141) a. 5 . . .	11	16	7	34	1 *s* : 3 *r*	0,98
Total	31	74	20	125		
F_2 issue de plantes F_1 douteuses :						
(5 M 26 × S 141) a. 7 . . .	7	8	7	22	1 *s* : 3 *r*	0,55
(5 M 26 × S 141) a. 8 . . .	11	27	6	44	1 *s* : 3 *r*	0
(5 M 26 × S 141) a. 9. . .	2	7	0	9	1 *s* : 3 *r*	
(5 M 26 × S 141) a. 10 . .	1	2	2	5	1 *s* : 3 *r*	
Total	22	44	15	80		
Total général	53	118	35	206		

Différence entre les proportions de plantes douteuses parmi les plantes résistantes dans les descendances F_2 issues de plantes F_1 sans symptôme et les descendances F_2 issues de plantes F_1 douteuses.
$\chi^2 = 0.35$ (3 ddl). $P < 0,05$.

Différence entre la ségrégation observée dans les descendances F_2 et la ségrégation théorique 1 plante sensible : 2 plantes résistantes douteuses : 1 plante résistante sans sporulation.
$\chi^2 = 7,55$ (2 ddl). $P > 0,05$.

Différence entre la ségrégation observée dans les descendances F_2 et la ségrégation théorique modifiée pour tenir compte de l'absence de pénétrance complète du caractère « douteux » : 1 plante sensible : 2,35 plantes résistantes douteuses : 0,65 plante résistante sans sporulation.
$\chi^2 = 0,18$ (2 ddl). $P < 0,05$.

En conclusion, le contrôle de l'expression du caractère « sporulation sur cotylédons » restent à préciser, mais le test reste utilisable, puisque l'observation de la présence ou de l'absence de zoosporanges sur les vraies feuilles est un critère précis pour distinguer les plantes sensibles et résistantes au Mildiou.

Reçu pour publication en novembre 1977.

Remerciements

Je tiens à remercier MM. ALLARD et BOUQUET pour leur conseils dans la préparation de cette note.

Summary

Reaction of some sunflower genotypes to a seedling test of resistance to downy mildew (Plasmopara helianthi)

Certain sunflower genotypes containing a gene (Pl) giving resistance to downy mildew (*Plasmopara helianthi*) show symptoms of the disease (sporulation) on their cotyledons 2 weeks after the inoculation of germinating seeds. However, after 4 weeks the cotyledons are observed to be dead and the plants show no further symptoms and develop normally. These observations mean that the definition of resistance to downy mildew as observed by the seedling test should be lack of sporulation on the true leaves.

The penetrance of the character « sporulation on cotyledons » appears to be incomplete since inbred lines and F_1 hybrids do not show homogeneous reactions. In addition, the reactions of F_2 progenies obtained from F_1 hybrid plants, with and without symptoms, did not differ.

Sporulation on the cotyledons is most frequent in the presence of resistance gene Pl_1 but may occur on plants containing other resistance genes. Differences between lines containing the same Pl gene have been observed suggesting that this sporulation may be controlled by other genes. There appears to be epistasis by the Pl genes such that the character « sporulation on cotyledons » is expressed more frequently in plants heterozygous for a resistance gene than on those that are homozygous.

Références bibliographiques

LECLERCQ P., CAUDERON Y. et DAUGE M., 1970. Sélection pour la résistance au Mildiou du Tournesol à partir d'hybrides Topinambour × Tournesol. *Ann. Amélior. Plantes*, **20**, 363-373.

VEAR F. et LECLERCQ P., 1971. Deux nouveaux gènes de résistance au Mildiou du Tournesol. *Ann. Amélior. Plantes* **21**, 251-255.

VEAR F., 1973. *Studies of resistance to downy mildew and male sterility in sunflowers*. Ph. D thesis. Reading.

VEAR F., 1974. Studies on resistance to downy mildew in sunflowers (*Helianthus annuus* L.) *Proc. 6th Intern. Sunflower Conf.*, Bucarest Rumania, 297-302.

Ann. Amélior. Plantes, 1978, **28** (3), 333-340.

Note

Quelques aspects de nécroses florales avant la floraison chez l'Abricotier

J. M. LEGAVE

Laboratoire de Recherches de la Chaire d'Arboriculture fruitière, I.N.R.A., École nationale supérieure agronomique 9, place Viala, 34060 Montpellier

Résumé

De nombreux cultivars d'Abricotier peuvent présenter dans certaines conditions climatiques une fructification déficiente dont une des causes principales est une destruction excessive des bourgeons à fleur par des nécroses des pièces florales. Ces nécroses sont décrites pour le cultivar « Polonais » sous le climat de Montpellier.

Introduction

Sous différents climats des chutes de bourgeons floraux sont régulièrement observables chez de nombreux cultivars d'Abricotier à l'approche de la floraison. Ces chutes ont pour origine l'apparition progressive de brunissements et de nécroses des pièces florales au cours du repos végétatif de l'arbre (Clanet et Salles, 1974). Lorsque la mise à fleur, fonction de l'intensité de l'initiation florale du printemps et de l'été précédents, a été abondante, ces chutes de bourgeons réalisent une sorte d'éclaircissage naturel favorable à la qualité de la récolte en l'absence de toute autre cause de destruction de cette dernière. Par contre, lorsque l'initiation florale a été faible, elles prennent une importance relative néfaste à la récolte en la réduisant excessivement. Les arboriculteurs savent depuis longtemps que, pour la plupart des cultivars d'Abricotier existants, le taux d'initiation florale[1] d'un

[1] Le taux d'initiation florale représente le pourcentage de bourgeons à fleur par rapport à la totalité des bourgeons formés sur un arbre au cours d'une saison de végétation.

cultivar déterminé n'est satisfaisant que dans des conditions climatiques très étroites déterminant son aire d'adaptation agronomique. Par conséquent, c'est en dehors de cette aire d'adaptation que les chutes de bourgeons observées deviennent importantes à considérer et tout particulièrement dans les zones climatiques marginales, où le taux d'initiation florale tout en restant faible n'est pas négligeable et permettrait d'assurer en année moyenne sur le plan climatique une récolte suffisante en l'absence des nécroses. Cette situation est bien illustrée par le comportement du cultivar « Polonais » sous le climat de Montpellier (tabl. 1).

TABLEAU I

Comportement du cultivar « Polonais » à Montpellier (1976-1977)

Pourcentage / Type de croissance	Initiation florale initiale(1)	Nécroses florales(2)	Mise à fleur réelle après les chutes de bourgeons
Pousse courte	58,8	53,4	27,3
Pousse anti ipée	41,5	80,7	8,0
Pousse longue	29,4	98,5	0,4

(1) Pourcentage des bourgeons floraux sur l'ensemble des bourgeons.
(2) Pourcentage des bourgeons nécrosés sur l'ensemble des bourgeons floraux.

Nous avons pu noter dans la bibliographie que des chutes de bourgeons floraux chez l'Abricotier sont connues depuis longtemps (CHANDLER, 1957) dans pratiquement toutes les régions où cette espèce est cultivée (Europe centrale, Bassin méditerranéen, Californie). Mais la description des phénomènes est souvent imprécise et ne permet pas aisément de savoir si aux causes diverses invoquées pour expliquer ces chutes correspondent divers types de symptômes. Aussi cette étude se propose de décrire avec précisions les caractéristiques de nécroses que nous observons sous le climat du littoral languedocien.

Matériel et méthode

Des bourgeons du cultivar « Polonais » ont été prélevés au Domaine expérimental de Montpellier-Fréjorgues au cours du repos végétatif et observés sous la loupe binoculaire après dissection. Conjointement des prélèvements réguliers d'échantillons de cinquante ébauches florales, desséchées puis pesées, ont permis de suivre le développement de ces bourgeons sur les différents types de pousses.

Résultats

Les premières altérations sont observables dès le début du mois de décembre. Néanmoins, elles sont alors apparemment peu nombreuses et nous ne savons pas à cette époque distinguer visuellement ou à la loupe binoculaire les bourgeons qui évolueront normalement de ceux qui seront détruits par les nécroses(1). Par contre à la mi-février environ, deux groupes sont facilement discernables à cet égard sur les pousses de l'année :

— des bourgeons dont l'état de développement est celui du stade phénologique du repos végétatif (ébauches florales entièrement recouvertes par les écailles). Ces bourgeons présentent des brunissements et des nécroses plus ou moins accentués qui les empêchent pour leur très grande majorité de se développer davantage avant de chuter. La chute peut intervenir avant ou après une propagation de la nécrose dans l'ensemble de l'ébauche florale (fig. 1);

— des bourgeons dont l'état de développement a atteint au moins les premiers stades phénologiques de la floraison : gonflement du bourgeon et début d'apparition de la coloration rose des sépales (stade « bouton rose »). Ces bourgeons sont normaux pour leur majorité et évoluent rapidement vers la floraison (fig. 2). D'autres sont atteints de nécroses qui entravent leur développement et provoquent leur chute à un stade phénologique précoce de la floraison. Comme précédemment le bourgeon peut chuter avant ou après une nécrose totale de l'ébauche florale. Enfin un nombre relativement réduit d'entre eux donne naissance à des fleurs partiellement fonctionnelles (fig. 3).

Ainsi d'une façon un peu schématique, nous observons mi-février soit un développement normal vers la floraison pour les bourgeons indemnes de nécroses ou très partiellement atteints soit un blocage du développement aux stades phénologiques du repos végétatif ou du début de la floraison pour les bourgeons très atteints. Les bourgeons présentant un blocage de leur développement sont très nombreux sur les pousses longues, ce qui explique un taux très élevé de nécroses sur ces pousses (tabl. 1). Ces bourgeons sont par contre relativement peu nombreux sur les pousses courtes, les pousses anticipées ayant une situation intermédiaire. Parallèlement, il est intéressant de constater qu'au cours du repos végétatif le développement des bourgeons sur pousses longues et anticipées est toujours plus réduit que celui des bourgeons sur pousses courtes (fig. 5).

Des observations approfondies sous la loupe binoculaire de coupes longitudinales de bourgeons normaux et anormaux permettent de dégager quelques caractéristiques des anomalies étudiées;

1) Au niveau de l'ensemble de l'ébauche florale, on peut observer :

— une rétraction ou un décollement de l'ébauche florale par rapport aux écailles protectrices du bourgeon (fig. 7);

— une inégalité de destruction des différentes pièces florales. Certaines parties de la fleur sont entièrement détruites alors que d'autres ne le sont que partiellement ou pas du tout. Par ailleurs, on ne peut mettre en évidence un lieu initial particulier d'apparition de la nécrose;

— une scission partielle ou totale entre les différentes pièces de l'ébauche florale en relation avec l'inégalité de leur destruction (fig. 8);

(1) Nous appelons nécroses des noircissements accompagnant des décompositions des tissus. Dans le cas étudié, les nécroses sont précédées de brunissements avec dessèchement des tissus.

— une inégalité de croissance et de développement des pièces florales liée également à l'inégalité de leur destruction. En effet, les tissus sains peuvent continuer à croître et à se différencier alors que les tissus nécrosés en sont incapables,

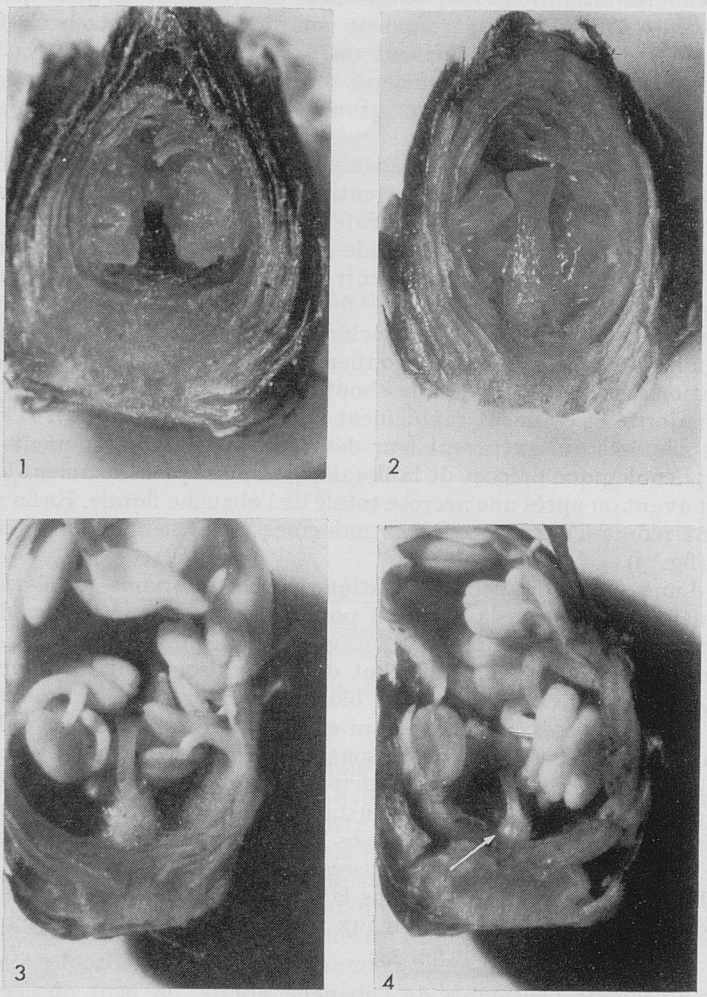


FIG. 1. — *Stade du repos végétatif, nécrose du pistil et dessèchement des étamines* (× 27).

FIG. 2. — *Stade du gonflement, aucune altération* (× 27).

FIG. 3. — *Stade « bouton rose » avancé, nécrose et brunissement du pistil, aucune altération sur le reste de la fleur* (× 13,5).

FIG. 4. — *Ébauche assymétrique par blocage du développement de la moitié gauche. Noter que le pistil est atteint* (× 13,5).

ceci s'observe essentiellement dans le cas des bourgeons ayant atteint les premiers stades de la floraison. Ainsi on peut noter des ébauches florales assymétriques résultant d'une nécrose localisée sur une moitié longitudinale du bourgeon (fig. 4).

Les fleurs partiellement fonctionnelles résultent également d'une nécrose localisée, très souvent au centre de la fleur : le pistil se nécrose alors que le reste de l'ébauche se développe normalement (fig. 3);

— une scission partielle ou totale entre l'ensemble du bourgeon et l'ébauche florale au niveau du réceptacle floral (fig. 9). Cette scission semble résulter de

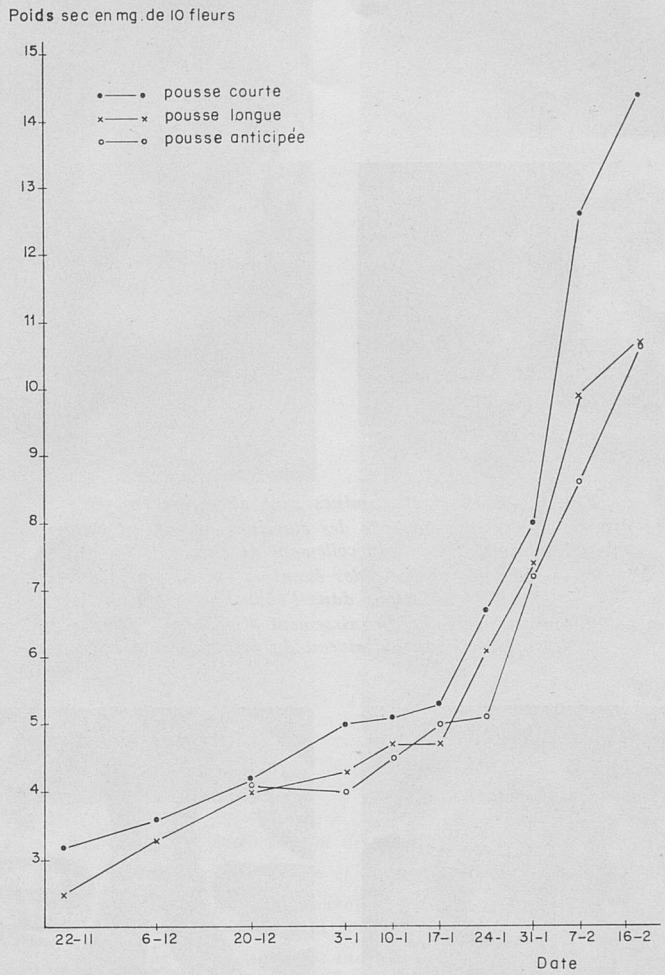


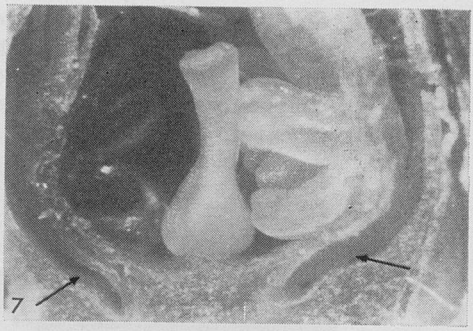
FIG. 5. — *Évolution du poids sec de dix ébauches florales au cours du repos végétatif en fonction du type de pousse.*

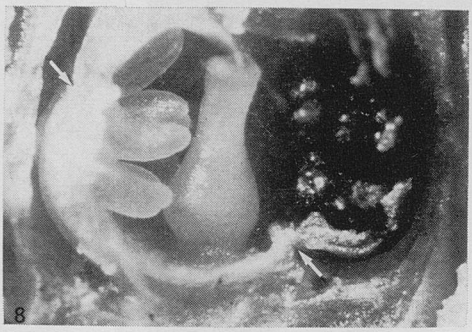
nécroses au niveau des tissus du réceptacle mais aussi au niveau des tissus sous-jacents, des faisceaux nourriciers en particulier (fig. 10 et 11).

2) Au niveau des différentes pièces florales, les symptômes observés sont analogues aux précédents (fig. 12 à 14) :

— rétraction et déformation de l'organe atteint,

— inégalité de destruction et de développement,





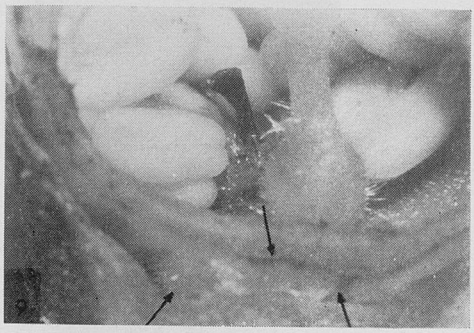


FIG. 6. — *Pistil et étamines sans altération* (× 56).
FIG. 7. — *Nécrose partielle des étamines, sépales et pétales; pistil déformé. Noter le décollement de l'ébauche* (× 56).
FIG. 8. — *Nécrose partielle des étamines, pistil peu développé. Noter les scissions dans l'ébauche* (× 56).
FIG. 9. — *Étamines normales, brunissement d'un pistil, nécrose de l'autre. Noter la scission au niveau du réceptacle* (× 27).

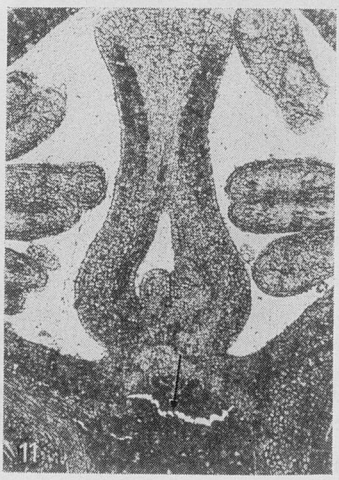
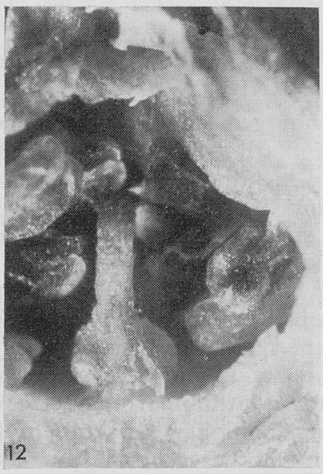
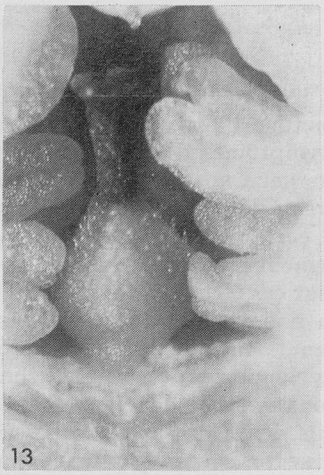
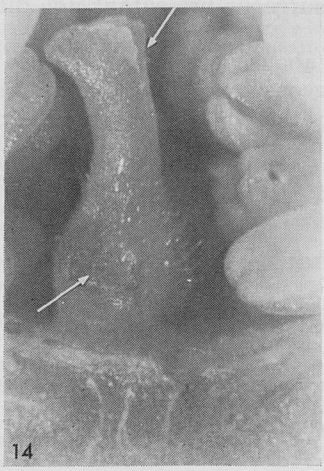


FIG. 10. — *Brunissement du pistil et des étamines. Noter le brunissement des tissus au niveau du réceptacle et des tissus sous-jacents* (× 27).
FIG. 11. — *Coupe mince. Noter un début de scission des tissus au niveau du réceptacle*







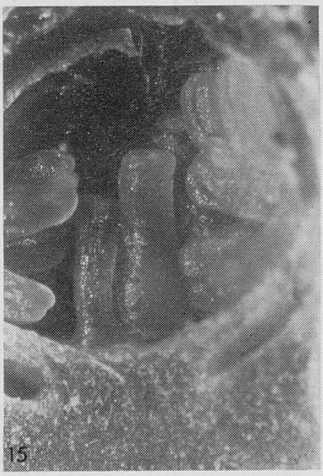


FIG. 12. — *Nécrose totale, rétraction et déformation de tous les organes* (× 56).

FIG. 13. — *Inégalité de destruction et de développement du pistil* (× 56).

FIG. 14. — *Noter deux point de nécrose : un à la base du pistil, l'autre sans noircissement à son extrémité* (× 56).

FIG. 15. — *Brunissements sur des organes très indifférenciés pour l'époque d'observation* (× 56)

— point de départ de la nécrose très variable et parfois en plusieurs endroits différents en même temps.

Par ailleurs, on observe chez des bourgeons de petite taille des nécroses sur des organes floraux dont la structure est très incomplètement différenciée pour l'époque d'observation. Cette anomalie est particulièrement nette pour le pistil (fig. 15).

Conclusion et discussion

Notons tout d'abord que les chutes de bourgeons observées ne s'accompagnent d'aucuns symptômes d'étalement et d'irrégularité de la floraison comparables à ceux décrits par CROSSA-RAYNAUD (1955) à la suite d'un hiver doux.

La caractéristique principale du phénomène étudié est un arrêt du développement de certaines ébauches florales au stade phénologique du repos végétatif et plus rarement à un stade précoce de la floraison. Il est probable que les nécroses observées sur ces ébauches ne sont que la manifestation extrême d'un processus de destruction non visible et antérieur aux observations. On peut espérer avancer dans la connaissance de ce processus par une recherche d'éventuelles caractéristiques du développement de ces ébauches au cours du repos végétatif. En particulier des bourgeons ayant un développement réduit et tardif pourraient être plus sensibles au processus des nécroses comme semblent l'indiquer deux observations :

— les nécroses sont particulièrement nombreuses sur les pousses longues et anticipées, caractérisées par un développement réduit de leurs bourgeons;

— les nécroses s'observent sur des bourgeons présentant une différenciation florale incomplète.

Toutefois une telle recherche ne peut aboutir que si l'on dispose d'un critère précis de détermination précoce des bourgeons qui n'évoluent pas normalement. Une étude plus approfondie de la localisation de ces bourgeons pourrait nous apporter cet élément.

Reçu pour publication en novembre 1977.

Summary

Some aspects of flower necroses before blooming on Apricot tree

Numerous Apricot tree cultivars may show under certain climatic conditions a loss in fructification of which one of the main causes is an excessive destruction of flower buds through necroses of flower pieces. These flower necroses are described for one cultivar, « Polonais », under climatic conditions prevailing in Montpellier area.

Références bibliographiques

CHANDLER W. H., 1957. *Deciduous orchards*. Third edition, London, Henry Kimpton, 492 p.

CLANET H. et SALLES J. C., 1974. Contribution à l'étude de la fructification de l'Abricotier dans des conditions climatiques différentes *Ann. Amélior. Plantes*, **24** (2), 97-127.

CROSSA-RAYNAUD P., 1955. Effets des hivers doux sur le comportement des arbres fruitiers à feuilles caduques. *Ann. Service bot. agron. Tunisie*, **28**, 1-22.

LEGAVE J. M., 1975. La différenciation du bourgeon à fleur et le repos hivernal chez l'Abricotier. *Pomol. française*, **17** (9), 150-168.

RECOMMANDATIONS AUX AUTEURS

Le manuscrit doit être dactylographié sur papier format 21 × 29,7 avec un double interligne, au recto seulement. Chaque page sera numérotée et des feuilles *séparées* seront utilisées pour les références bibliographiques, les tableaux, les légendes des figures et graphiques, etc.

Au début de chaque mémoire, on indiquera : — *le titre du mémoire :* il ne devra pas comporter d'abréviations ni de formules chimiques (sauf pour les isotopes) ; — *le nom des auteurs*, précédé des initiales du prénom pour les hommes, du prénom complet pour les femmes; — *le nom des techniciens* ayant collaboré à l'étude relatée, précédé de la mention : avec la collaboration technique de...; — *le nom de l'établissement*, dans lequel ont été effectuées les recherches et son adresse.

Les mémoires seront rédigés, autant que possible d'après le plan ci-dessous :

a) *résumé :* (250 mots max.) suffisamment précis pour que sa lecture renseigne sur la nature du travail et son importance; b) *introduction* dans laquelle on indique l'objet des recherches entreprises en relation avec les travaux déjà effectués dans le domaine; c) *techniques expérimentales et matériel utilisé*, en donnant, sous une forme concise, tous les détails nécessaires pour que le lecteur puisse répéter les expériences; d) *résultats*, à présenter de la manière la plus brève possible; e) *discussion et conclusion ;* f) *titre et résumé* anglais ou destinés à être traduit en anglais comportant une analyse *complète* de l'article; g) *remerciements* pour les collaborateurs, les fonds, les dons...; h) *références bibliographiques.*

Les travaux originaux en anglais doivent présenter la même composition que les mémoires rédigés en français, mais ils comportent obligatoirement un résumé français *très complet*. Les figures, graphiques, tableaux et photographies seront sous-titrés en français.

Pour les autres documents (notes, mises au point, revues, rapports, etc.) l'auteur devra suivre un plan logique et le mettre en évidence par une titration appropriée.

Les références bibliographiques doivent être citées dans le texte de la manière suivante : (Dupont et Duval, 1954). Lorsque la référence comporte plus de trois auteurs, seul le premier auteur sera mentionné, suivi de *et al.* A la fin de l'article, les références constituant la bibliographie doivent être citées par ordre alphabétique des noms d'auteurs, et par ordre de dates pour un même auteur.

Pour les articles : le (s) nom (s) de (s) auteur (s) suivi (s) des initiales du (des) prénom (s); la date de parution de l'article; le titre de l'article (dans la langue originale pour l'allemand, l'anglais, l'italien, l'espagnol et en français dans tous les autres cas, avec indication entre parenthèses de la langue d'origine, sauf si l'auteur étranger a sous titré dans l'une des quatre langues mentionnées) : le titre du périodique en abrégé, selon la *World List of Scientific Periodicals*, ou le *Bulletin Signalétique du C.N.R.S.;* le volume; la première et la dernière page de l'article.

Pour les ouvrages : le nom de l'auteur avec les initiales du prénom; la date de l'édition; le titre complet de l'ouvrage dans la langue originale, sans abréviations (pour les langues utilisant des alphabets autres que l'alphabet latin, la traduction du titre sera donnée entre parenthèses, avec mention de la langue d'origine); le volume; la première et la dernière page du paragraphe se rapportant aux résultats discutés, et, si l'on cite l'ouvrage en entier, le nombre de volumes et le nombre total de pages; le numéro de l'édition s'il y en a plusieurs; le nom de l'éditeur; le lieu de l'édition. Si l'ouvrage est collectif, on indiquera en plus le nom de l'auteur du chapitre cité, le nom des rédacteurs principaux, précédé de la mention « in », le titre de l'ouvrage.

La mention de « communications personnelles » ou « données non publiées » etc. doit être faite entre parenthèses. Lorsque l'auteur a relevé une référence dans une revue d' « Abstracts, » le mentionner à la fin de la référence, entre parenthèses.

Les tableaux, dessins, graphiques, cartes, photographies, doivent être fournis à part. Les tableaux et figures doivent faire l'objet de deux numérotations distinctes, en chiffres arabes l'une et l'autre.

Les auteurs peuvent disposer leurs tableaux soit dans le sens de la largeur de la revue, soit dans le sens de la longueur. Dans le sens de la largeur, le total des signes et des espaces disponibles est de 100. Dans le sens de la longueur, il est de 155. Les tableaux en longueur, c'est-à-dire ceux pouvant disposer de 155 signes, ne seront admis que s'ils comprennent plus de 8 lignes de chiffres, de manière qu'une page entière de la revue ne soit pas occupée par un tableau très long et très étroit. Les graphiques ne doivent pas faire double emploi avec les tableaux.

Les légendes et les énoncés des graphiques et dessins doivent être dactylographiés sur une même feuille séparée et porter les numéros des figures.

Les graphiques, schémas, cartes, dessins d'appareils seront envoyés soit *à l'état définitif* soit *à l'état de projets*, leur exécution définitive étant confiée au Bureau de Dessin de l'I.N.R.A. Seules deux réductions à l'impression sont admises : *soit* × 0,5, *soit* × 0,25.

Il est rappelé que le format utile des *Annales* est : 12,5 × 19 cm; ces dimensions ne doivent pas être dépassées.

Photographies : Il est recommandé de fournir des épreuves bien contrastées sur papier blanc et de préférence en format 9 × 12. Si les photographies doivent être associées pour constituer des planches, on adoptera les normes suivantes : 2 photos : 9 × 12; 4 photos : 9 × 5,5; 6 photos : 5,5 × 5,5. Dans ce cas, chaque photo devra porter un numéro en chiffres arabes visible après clichage.

Les légendes des photographies doivent être dactylographiées sur une même feuille séparée et porter les numéros des figures.

Il est demandé d'indiquer sur le manuscrit, dans la marge, en regard du texte, l'emplacement souhaité des tableaux et figures.

Envoi du manuscrit : M. Rives, I.N.R.A., 11, rue Jean-Nicot, 75007 Paris, France. On demande trois exemplaires.

Correction des épreuves : les épreuves que les auteurs recevront à corriger sont à retourner, après correction à Mme Mandon, Station de Génétique et d'Amélioration des Plantes, C.N.R.A., 78000 Versailles.

Amélioration des plantes.

Le Directeur de la publication : M.-L. CAGNAC

F.D. Imprimerie Alençonnaise, rue Édouard-Belin, 61002 Alençon

Dépôt légal : 3e trimestre 1978. N° d'impression : 90345

CPPAP n° 26633

annales de l'amélioration des plantes

Bimestriel

1978

Vol. 28 - N° 4

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

Reproduction, même partielle, interdite sans autorisation des auteurs
et de l'institut national de la Recherche agronomique
à l'exception des résumés

Ann. Amélior. Plantes, 1978, **28** (4), 341-350.

Comparaison de différentes méthodes de sélection utilisées pour l'amélioration des variétés de Blé

P. GRIGNAC, J. POUX et A. TOMAS

Station d'Amélioration des Plantes, I.N.R.A., Centre de Recherches de Montpellier, I.N.R.A., E.N.S.A., Place Viala, 34060 Montpellier Cedex

Résumé

Les descendances de cinq croisements (3 entre variétés de Blé tendre, 2 entre variétés de Blé dur) ont été sélectionnées par trois méthodes de sélection différentes : la sélection généalogique, la méthode « bulk » et la méthode de la descendance d'un grain. En fin de sélection, la productivité des lignées obtenues est équivalente quelle que soit la méthode utilisée. Mais, la teneur du grain en protéines des lignées obtenues par la méthode « bulk » est légèrement inférieure à celle des autres lignées.

Malgré une augmentation considérable des rendements moyens du Blé en France, l'amélioration de la productivité des variétés demeure un des objectifs principaux de la sélection. Car, les variétés actuelles n'utilisent encore qu'une faible partie de l'énergie lumineuse disponible pour la production agricole.

Mais, dans l'amélioration du rendement, il est souvent impossible de séparer la part revenant aux facteurs de la régularité du rendement de celle dépendant d'une meilleure productivité. Cette caractéristique essentielle d'une variété dépend d'un nombre très élevé de caractères et, sans doute, d'interactions complexes entre eux. Pratiquement, il est nécessaire de réaliser de nombreux essais et de comparer les rendements pour connaître la productivité relative d'une variété par rapport à des témoins dans des conditions données. Il est donc difficile de sélectionner sur la productivité. Aussi, de nombreuses études ont été réalisées pour mettre au point des méthodes permettant de créer des variétés très productives à partir de la variabilité génétique d'une population de plantes issues de croisements intra-spécifiques. Des méthodes assez différentes ont été proposées et ont permis de créer des variétés très productives. Nous avons voulu comparer l'efficacité de trois d'entre elles en utilisant le même matériel de départ et les mêmes conditions de sélection.

I. — Étude bibliographique sommaire

DUCOMET et CRÉPIN (1932) ont proposé la méthode de sélection généalogique ou méthode pédigree basée sur un choix en F_2 d'un certain nombre de plantes ou d'épis dont les grains constitueront en F_3 une lignée (méthode de l'épi-ligne). Un choix sévère s'effectue sur les lignées F_3 sans qu'il y ait détermination du rendement étant donné les densités faibles utilisées pour le semis des lignées. En général, les essais de rendement ne commencent qu'en F_4 ou F_5 lorsque l'on dispose de familles issues des plantes F_3 suffisamment importantes pour produire les semences nécessaires aux essais.

NILSSON-EHLE (1912) suivi par de nombreux sélectionneurs préconise la méthode « bulk » qui, avec de nombreuses variantes, consiste à cultiver la descendance d'un croisement jusqu'à une génération avancée (F_5 à F_{10} suivant les auteurs) de façon à sélectionner dans une population constituée de plantes presque homozygotes. Les essais de rendement ne sont réalisés qu'après multiplication de chaque lignée retenue, c'est-à-dire sur un matériel pratiquement homozygote.

LUPTON et WHITEHOUSE (1957), sous le nom de méthode de sélection différée font une synthèse des deux méthodes précédentes. Ils conduisent en sélection généalogique la population issue du croisement jusqu'en F_4 ou F_5 et les descendances des lignées retenues sont soumises à des essais de rendement pendant plusieurs années et seules les lignées ayant donné des rendements intéressants sont homogénéisées et stabilisées.

Dans ces méthodes, l'étude de la productivité est réalisée tardivement après une sélection seulement basée sur des observations visuelles. Or, SHEBESKI (1967) et BRIGGS et SHEBESKI (1971) ont montré que la sélection visuelle est, en général, peu efficace pour l'amélioration de la productivité. Pour avoir un jugement précoce sur le rendement, Mc. GINNIS et SHEBESKI (1968) évaluent le rendement des plantes F_2 cultivées à grand écartement. Mais, ils ne trouvent aucune relation entre le rendement de la plante F_2 et celui de la parcelle F_3 ensemencée avec la récolte de la plante F_2.

Par contre, DE PAUW et SHEBESKI (1973) constatent que l'évaluation du rendement des lignées F_3 permet d'orienter efficacement la sélection vers une productivité accrue.

Enfin, à l'opposé, GOULDEN (1939), suivi par KAUFMANN (1971) sur l'Avoine, propose sous le nom de méthode de la descendance d'un seul grain, un système supprimant toute sélection au cours des premières générations comme pour la méthode « bulk ». Mais, une multiplication excessive de la descendance est évitée en prélevant seulement un ou quelques grains de chacune des plantes. Les grains prélevés sont semés en mélange. La même opération est effectuée à chaque génération de la F_2 à la F_5. Le choix des plantes ou des épis et la poursuite de la sélection sont, ensuite, calqués sur la méthode « bulk ».

La seule étude concernant la comparaison des méthodes de sélection a été réalisée, à notre connaissance, par KNOTT et KUMAR (1975). Comparant les méthodes de la descendance d'un seul grain et du test précoce du rendement, imaginé par SHEBESKI, les auteurs ne trouvent aucune différence de productivité sur les lignées F_6 sélectionnées suivant les deux méthodes.

Notre étude a consisté à comparer la sélection généalogique, la méthode « bulk » et la méthode de la descendance d'un seul grain sur les descendances des mêmes

croisements et dans les mêmes conditions d'environnement en ayant comme objectif principal l'amélioration de la productivité et, accessoirement, l'augmentation de la teneur en protéines du grain.

II. — Matériel et méthodes

En 1966, les cinq croisements suivants ont été réalisés :

Blé tendre : « Capitole » × « Chrismar »
« Chrismar » × « Selkirk »
« Capitole » × « Magali »
Blé dur : « Durtal » × « L 168 »
« Durtal » × « Agathé »

A part « Selkirk », toutes les variétés choisies étaient parmi les meilleures dans les conditions de la Station de Montpellier et ne paraissaient pas présenter de défauts majeurs.

En F_2, environ 2 000 plantes provenant de la descendance de chaque croisement ont été cultivées à densité de 100 plantes au m^2. Sur les populations F_2, à la récolte, il a été choisi, dans chaque croisement, de 300 à 500 épis provenant de plantes différentes considérées comme les plus productives grâce à leur tallage, à la fertilité des épis et à la grosseur du grain.

Les grains de ces épis ont permis de constituer les lignées en F_3 qui seront suivies en sélection généalogique.

Ensuite, sur chaque plante, il a été prélevé 1 à 2 grains pour créer la population F_3 menée suivant la méthode de la descendance d'un grain.

Les parcelles F_2 ont été récoltées en totalité après suppression de quelques plantes trop hautes. Après battage, un triage sévère n'a gardé que les gros grains utilisés comme semence pour constituer la population F_3 suivie en méthode « bulk ».

Par la suite, en sélection généalogique, après une élimination brutale de nombreuses lignées en F_3 à cause d'une épidémie de Rouille brune et de Septoriose, les lignées conservées (environ une lignée sur 30) sont observées en pépinière et soumises à des essais comparatifs de rendement (1 seul essai en F_4, 2 essais en F_5 et F_6). Seules sont conservées les familles ayant donné un rendement supérieur ou égal à celui des témoins (« Ducat » et « Chrismar » pour le Blé tendre, « Durtal » et « Agathé » pour le Blé dur). De même, une sélection est effectuée après la récolte sur la teneur en protéines du grain provenant des pépinières et des essais. En pépinière, à cause de la densité très faible des plantes, les composantes du rendement ne sont pas étudiées et la sélection est basée en grande partie sur la sensibilité aux maladies.

Pour la population menée en « bulk », seulement 3 kg de semence de chaque descendance, obtenus après un triage sévère au calibreur ne conservant que les gros grains, sont semés en F_3, F_4 et F_5. Le choix des plantes servant de tête de lignée a été réalisé sur les plantes F_5. Ce sont les plantes à épis fertiles et sains qui ont été conservées (soit 4 100 plantes). En F_6, une sélection sévère a été effectuée en pépinière (environ 1 lignée conservée sur 50) et les essais de rendement se sont poursuivis en F_7, F_8 et F_9.

Sur la population soumise à la méthode de la descendance d'un seul grain, nous avons systématiquement prélevé de 1 à 3 grains, au milieu de l'épi, sur chacun

TABLEAU I

Schéma d'application des différentes méthodes pour la descendance d'un croisement

Population F_2 (environ 2 000 plantes)

Sélection généalogique	*Descendance d'un seul grain*	*Méthode « bulk »*
Choix de 300 à 500 épis.	Prélèvement de 1 à 2 grains sur chaque plante.	Récolte de la totalité, triage sur la grosseur du grain.
↓	↓	↓
Lignées F_3.	Population F_3.	Population F_3.
↓	Prélèvement de 1 à 2 grains sur chaque plante.	Récolte de la totalité. Triage sur la grosseur du grain.
Choix sur la résistance aux maladies et la teneur en protéines du grain.	↓	↓
↓	Population F_4	Population F_4.
Familles F_4 (en pépinières et en essais, 20 à 50 familles).	Prélèvement de 1 à 2 grains pour chaque plante.	Récolte de la totalité. Triage sur la grosseur du grain.
↓	↓	↓
Choix sur la résistance aux maladies, le rendement des essais et la teneur en protéines du grain.	Population F_5 (contamination artificielle).	Population F_5 (contamination artificielle).
↓	Choix des épis.	Choix des épis.
Familles F_5 (10 à 30) en pépinières et en essais.	↓	↓
Choix : idem F_4.	Lignées F_6 (500 à 900).	Lignées F_6 (500 à 900).
↓	Choix sur la résistance aux maladies et la teneur en protéines.	Idem méthode. Descendance d'un seul grain.
Familles F_6 (6 à 15) en pépinières et en essais.	↓	↓
Choix : idem F_4.	Familles F_7 (20 à 40) en pépinière et en essais.	Familles F_7 (20 à 30).
↓	Choix sur le rendement, la résistance aux maladies et la teneur en protéines.	Idem F_6.
Familles F_7 (5 à 12) en pépinières et en essais.	↓	↓
Choix idem F_4.	Familles F_8 (10 à 20).	Familles F_8 (10 à 20).
↓		
Familles F_8 (4 à 8).		

Essais comparatifs des différentes familles

des épis en F_3 et F_4 sans aucune sélection, si ce n'est un criblage pour éliminer les grains trop petits ou mal formés. Il faut noter que la récolte ne s'effectuait pas sur les épis atteints par la Septoriose ou la Fusariose. Ainsi, la méthode de la descendance d'un seul grain n'est pas rigoureusement appliquée. Comme précédemment, le choix des plantes pour constituer les lignées F_6 a eu lieu sur la population F_5. Comme pour les bulks, seules les plantes à épis sains, fertiles et bien mûris ont été conservées (3 800 plantes pour l'ensemble des croisements). Les essais ont débuté en F_7.

Au cours des jeunes générations, aucune infection artificielle n'a été réalisée. Par contre pour permettre un choix efficace sur les populations F_5 et sur les lignées F_6, une contamination artificielle de Rouille brune et de *Septoria nodorum* a créé une épidémie grave permettant une bonne sélection. L'élimination a été extrêmement sévère sur 7 900 lignées en F_6, seules 230 ont été conservées pour former des familles.

Enfin, en F_5 et F_6, des échantillons des populations « bulk » et « descendance d'un grain » ont été mis en essais en comparaison avec les familles issues de la sélection généalogique pour connaître l'efficacité de la sélection au cours des premières générations. En F_8 et F_9, l'ensemble des familles retenues par les trois méthodes (nombre variant de 12 à 22 suivant la descendance) a été testé dans des essais répartis dans 4 situations de la zone méridionale de la France. Pour avoir une évaluation de la productivité relative des lignées, les techniques employées étaient celles d'une culture très intensive (fumure azotée copieuse, irrigation si nécessaire, protection par les fongicides, etc). Le tableau 1 donne un schéma des modalités d'application des différentes méthodes.

III. — Résultats

Les résultats de la comparaison des familles issues de la sélection généalogique et des populations « bulk » et « descendance d'un seul grain », au cours des générations F_5 et F_6, sont présentés dans le tableau 2.

Les premières comparaisons ayant eu lieu avant toute reprise en lignée, on peut admettre que les populations provenant de la descendance d'un seul grain qui n'ont subi aucune pression de sélection si ce n'est une élimination rapide des plantes très sensibles à la Septoriose et à la Fusariose représentent l'échantillon moyen des possibilités de chaque descendance des croisements.

Par rapport à cette population, la sélection généalogique a été efficace pour la presque totalité des caractères sélectionnés. Ce résultat paraît normal étant donné la forte pression de sélection appliquée sur les descendances en sélection généalogique. Le rendement moyen des lignées est supérieur à celui des populations, les plantes sont plus courtes et la sensibilité aux maladies semble inférieure. Par contre, la sélection n'a eu aucune efficacité dans le cas du Blé tendre sur la teneur en protéines du grain et n'a, pour le même caractère, qu'une action réduite pour les descendances appartenant au Blé dur. La sélection basée sur la grosseur du grain (méthode « bulk ») a été positive sur le rendement et la résistance aux maladies; mais, elle a entraîné une diminution de la teneur en protéines du grain à cause de la liaison négative entre teneur en protéines et grosseur du grain (coefficient de corrélation variant de — 0,25 à — 0,63 pour les croisements étudiés).

Dans le tableau 3, nous avons réuni les résultats des lignées en F_8 et F_9 sélec-

TABLEAU 2

Efficacité de la sélection au cours des premières générations

Croisements	Méthode de sélection (1)	Rendements en % des témoins (3)		Hauteur moyenne (cm) F_6	Teneur du grain en protéines		Notes maladies (4) $F_5 + F_6$
		F_5 (2)	F_6 (2)		F_5 (2)	F_6 (2)	
Blé tendre « Capitole » × « Chrismar »	G	102,5 *a*	101,4 *a*	98	13,8	13,5	4
	B	99,3 *ab*	98,5 *ab*	105	13,2	13,0	5
	D	97,5 *b*	96,4 *b*	100	13,6	13,4	6
« Chrismar » × « Selkirk »	G	99,8 *a*	100,2 *a*	105	14,6	14,8	3
	B	100,6 *a*	98,6 *a*	115	13,8	14,1	4
	D	93,5 *b*	94,4 *b*	110	14,6	14,7	6
« Capitole » × « Magali »	G	98,4 *a*	100,0 *a*	96	13,8	13,5	3
	B	96,9 *a*	97,3 *ab*	115	13,0	13,0	5
	D	93,4 *b*	95,4 *b*	110	13,8	13,6	7
Blé dur « Durtal » × « L 168 »	G	101,5 *a*	104,4 *a*	95	15,8	16,2	4
	B	99,4 *a*	100,2 *b*	110	15,2	14,6	6
	D	95,3 *b*	97,8 *b*	110	15,6	15,6	8
« Durtal » × « Agathé »	G	102,3 *a*	101,9 *a*	95	16,2	16,6	3
	B	100,0 *ab*	98,7 *ab*	120	15,1	15,8	5
	D	98,6 *b*	96,5 *b*	115	15,5	16,3	7

(1) G = sélection généalogique, B = méthode « Bulk », D = descendance d'un seul grain.

(2) Les résultats indiqués sont, pour la sélection généalogique, les moyennes des 5 meilleures lignées, pour les autres méthodes, les valeurs obtenues par les populations.

Les résultats suivis d'une lettre différente sont significativement différents; test de Duncan, 95 p. 100.

(3) Témoins : Blé tendre : « Chrismar » et « Ducat ».
Comparaison des F_5 : 100 = 71,5 q/ha.
Comparaison des F_6 : 100 = 73,5 q/ha.
Blé dur : « Durtal » et « Tomclair ».
Comparaison des F_5 : 100 = 59,0 q/ha.
Comparaison des F_6 : 100 = 58,5 q/ha.

(4) Moyenne des notes des diverses maladies observées en F_5 et F_6.
Notes de 0 à 9 : 0 = aucune trace de maladie; 9 = très sensible.

tionnées par les trois méthodes. Dans les descendances de chaque croisement qui comportaient entre 12 et 22 lignées suivant la méthode de sélection pour un croisement donné, nous n'avons retenu que les résultats des trois meilleures lignées issues de chaque méthode de sélection. Car, en fin de sélection, l'élément intéressant à considérer n'est pas les performances de l'ensemble d'une descendance, mais, les valeurs des meilleures lignées qui seules seront conservées.

Les résultats résumés par le tableau 3 expriment que, quelle que soit la méthode utilisée, les performances moyennes des trois meilleures lignées sont équivalentes, en ce qui concerne le rendement et la sensibilité aux maladies. Pour éviter de surcharger le tableau, nous n'avons pas fait figurer les résultats de chaque lignée, car aucune n'avait un rendement et une résistance aux maladies significativement

TABLEAU 3

Comparaison des meilleures lignées en F_8 et F_9 issues des différentes méthodes de sélection

Croisements	Méthodes de sélection (1)	Rendement en % des témoins (2)	Poids de 1 000 grains (g)	Note de maladies (3)	Teneur en protéines du grain
Blé tendre « Capitole » × « Chrismar »	G	102,3	35,4	4,5	13,5
	B	102,5	36,5	5	13
	D	101,9 N.S. (4)	35,6	5 N.S.	13,6
« Chrismar » × « Selkirk »	G	96,6	33,0	6	14,2
	B	97,2	35,1	5,5	13,8
	D	97,4 N.S.	33,3	6 N.S.	14,1
« Capitole » × « Magali »	G	99,3	35,5	5	13,4
	B	98,7	35,6	6	13,0
	D	99,0 N.S.	35,3	5	13,5
P.P.D.S. 5 %			1,08		0,38
Blé dur « Durtal » × « L 168 »	G	103,5	43,4	6	16,2
	B	102,9	46,5	6	15,4
	D	103,1 N.S.	44,1	6,5 N.S.	16,5
« Durtal » × « Agathé »	G	101,9	49,8	4,5	16,6
	B	102,6	51,2	5	16,0
	D	102,4 N.S.	50,0	5 N.S.	16,3
P.P.D.S. 5 %			1,44		0,44

(1) G = sélection généalogique, B = méthode « Bulk », D = descendance d'un seul grain.
(2) Rendements moyens calculés sur 6 essais (2 en F_8, 4 en F_9).
Témoins : Blé tendre « Chrismar » et « Ducat » 100 = 73,8 q/ha.
Blé dur « Durtal » et « Tomclair » 100 = 61,2 q/ha.
(3) Note maladies : moyenne des notes des diverses maladies observées au cours des :
2 ans d'expérimentation sur les divers essais,
0 = très résistant, 9 = très sensible.
(4) N.S. : Différences non significatives entre les résultats des trois méthodes.

supérieurs à ceux des deux autres lignées. Par contre, la sélection par la méthode « bulk » a donné des teneurs en protéines légèrement inférieures. Mais, il semble que ce fait soit dû à la sélection trop brutale provoquée par l'élimination totale des petits grains au cours des générations. Aussi, constatons-nous des poids de 1 000 grains, en général supérieurs.

IV. — Discussion

Le but principal de cette étude était de rechercher parmi les trois méthodes de sélection expérimentées, celle susceptible de donner la lignée la meilleure pour les objectifs poursuivis. Les résultats consignés dans le tableau 3 montrent que les trois méthodes ont eu la même efficacité ayant abouti à des résultats identiques

bien que la sélection pour le rendement ait été appliquée à partir de la F_4 en sélection généalogique et, seulement, à partir de la F_7 pour les autres méthodes.

Il est certain que la sélection généalogique qui permet d'effectuer des essais de rendement à partir de la F_4 élimine les lignées peu productives. Mais, l'héritabilité du caractère productivité mesuré par le rendement est faible et rend la sélection des lignées les plus productives peu efficace. Ainsi, les coefficients de corrélation entre les rendements des meilleures familles F_4 et ceux des familles F_6 qui en sont issues, varient de + 0,18 à + 0,36, valeurs trop basses pour opérer une sélection systématique. Car, le rendement est influencé par les conditions climatiques et biologiques malgré les corrections que nous avons pu apporter (fortes fumures, irrigations, protection par les fongicides).

La teneur en protéines du grain est un caractère soumis à des fluctuations souvent plus importantes que la variation entre lignées, il est donc difficile de sélectionner sur des lignées hétérozygotes.

Aussi, le choix sur les plantes F_2, les lignées F_3 et les familles F_4 paraît très aléatoire pour la productivité ou la teneur du grain en protéines. Par contre, il est particulièrement intéressant pour des caractères à héritabilité élevée comme hauteur des plantes, résistance à la Verse, précocité, résistance à certaines maladies, etc.

Ainsi, semble-t-il préférable d'éviter l'élimination d'une partie de la variabilité au cours des premières générations, d'attendre une certaine homozygotie des plantes et de concentrer les moyens disponibles sur ce matériel. La méthode « bulk » répond parfaitement à ces impératifs. De plus, le choix de lignées presque homozygotes en F_5 ou F_6 est plus rapide et plus sûr que celui de lignées F_3. Mais, elle demande une surface considérable étant donné la multiplication rapide du Blé et un travail malaisé et long au moment du choix des plantes qui serviront de tête de lignée. Dans nos conditions, il a été nécessaire de limiter à 3 kg la quantité de semence semée chaque année ce qui restreint certainement le choix. De plus, la nécessité de disposer d'une variabilité importante que l'on ne peut obtenir avec la disjonction d'un seul croisement exige d'étudier de nombreuses descendances, ce qui multiplie rapidement les moyens à mettre en œuvre et rend la méthode « bulk » particulièrement lourde et onéreuse.

Un procédé pour diminuer l'importance du matériel consiste à réaliser entre les générations une sélection basée sur la grosseur du grain et, ainsi, d'éliminer les génotypes à petits grains ou sensibles aux maladies et à l'échaudage physiologique. Grâce à la très haute pression de sélection que nous créons dans les pépinières où l'Oïdium, la Rouille brune et la Septoriose sévissent presque chaque année, la sélection mécanique sur la grosseur du grain présente une efficacité certaine sur la résistance aux maladies des populations. Par contre, comme le montre le tableau 2, l'action sur l'amélioration de la productivité est très réduite, sauf dans les populations issues des croisements « Chrismar » × « Selkirk » et « Durtal » × « L 168 » où les différences de rendement constatées sont significatives. L'absence de relation entre le rendement et le poids individuel du grain chez les lignées étudiées explique cette faible efficacité.

De plus, la grosseur du grain étant assez intimement liée à la hauteur de la paille (coefficients de corrélation variant de 0,28 à 0,72), nous constatons une déviation génétique vers une taille plus haute et une teneur faible en protéines par cette sélection mécanique.

La méthode de la descendance d'un seul grain se propose d'éviter certains des inconvénients de la méthode « bulk ».

L'absence de sélection jusqu'en F_6 permet de conserver un éventail maximal

de la variabilité créée par le croisement sans qu'il y ait une multiplication excessive des surfaces nécessaires. Sur une population assez réduite, le choix des plantes qui serviront de départ en lignées est plus rapide et, souvent plus raisonné; comme pour la méthode « bulk », la sélection de lignées presque homozygotes est plus facile que celle des lignées hétérozygotes de la F_3.

Enfin, le tableau 3 indique que, pour les croisements étudiés, la méthode paraît aussi efficace que les autres méthodes mises en comparaison. Elle a permis d'obtenir des lignées aussi productives et ayant des caractéristiques très proches de celles créées par les autres méthodes. En particulier, les teneurs en protéines du grain sont voisines de celles des lignées issues de la sélection généalogique. Au contraire, la déviation génétique imprimée par la sélection mécanique dans la méthode « bulk » n'a pu être corrigée et les lignées obtenues par cette méthode ont un grain plus pauvre en protéines que celui des autres lignées.

Un élément important à considérer dans le choix des méthodes de sélection, étant donné l'absence de différences dans les résultats obtenus, est l'économie des moyens de travail et de temps. La méthode de la descendance d'un grain, qui est caractérisée par l'absence de sélection au cours des premières générations, diminue les observations longues et fastidieuses, le nombre des essais et des analyses du grain. Ainsi, avec les mêmes moyens, il est possible d'augmenter le nombre de descendances étudiées et ainsi, de diversifier les sources de gènes et de créer une variabilité maximale. Mais, étant donné que la sélection ne porte que sur un petit nombre d'années, il est indispensable de disposer chaque année d'une forte pression de sélection pour éliminer les lignées sensibles à un parasite ou à un accident climatique.

Il est certain que, dans cette étude, nous avons examiné des descendances de croisements simples entre géniteurs relativement peu diversifiés. Les résultats ne peuvent être généralisés à des descendances d'hybrides plus complexes faisant intervenir des géniteurs très différents.

Conclusion

L'amélioration de la productivité des variétés de Blé, objectif principal de la sélection, pose un problème complexe. Aussi, de nombreuses méthodes de sélection ont-elles été proposées, les unes réalisant des tests précoces de rendement sur le matériel hétérozygote issu des croisements, les autres attendant l'acquisition d'une certaine homozygotie pour commencer les essais de rendement. Dans les conditions de la Station d'Amélioration des Plantes de Montpellier où la pression de sélection provoquée par l'importance des maladies et des conditions climatiques irrégulières est toujours très forte, ce qui gêne la mesure de la productivité, la sélection généalogique, la méthode « bulk » et la méthode de la descendance d'un seul grain ont donné des résultats très voisins. Les meilleures lignées issues des trois méthodes de sélection présentent des performances semblables.

Il est certain que la méthode de la descendance d'un seul grain permet de sélectionner, avec des moyens réduits, un matériel plus abondant, plus diversifié et ainsi, d'augmenter les chances d'obtenir une variété améliorée. Par contre, la sélection généalogique qui identifie chaque lignée à partir de la F_3 assure une connaissance plus complète des caractéristiques des lignées en fin de sélection.

Reçu pour publication en mars 1977.

Summary

Comparison of pedigree, bulk and single seed descent methods in wheat breeding for productivity

The descents of five crosses (three crosses between the soft wheat varieties : « Capitole » × « Chrismar », « Chrismar » × « Selkirk », « Capitole » × « Magali » and two crosses between durum wheat varieties: « Durtal » × « L 168 », « Durtal » × « Agathé »), were selected by three breeding procedures: Pedigree method, bulk method and single seed descent method. At the end of breeding, the mean yield of the best lines obtained by the three methods did not differ significantly. Disease resistance is identical in condition of strong selection stress. But, the bulk method gives lines lower in protein than other methods.

Références bibliographiques

BRIGGS K. G. and SHEBESKI L. H., 1970. Visual selection for yielding ability of F_3 lines in a hard red spring wheat breeding program. *Crop Sci.*, **10**, 400-402.

DE PAUW R. M. and SHEBESKI L. H., 1973. An evaluation of an early generation yield testing procedure in *Triticum aestivum*. *Can. J. Plant. Sci.*, **53** (3), 465-470.

DUCOMET V. et CRÉPIN C. H., 1932. *In* LATHOUWERS V. *Manuel de l'Amélioration des Plantes Cultivées*. Gembloux. Duculot. 1942.

GOULDEN C. H., 1939. Problems in plant selection., p. 132-133. *In* R. C. PUNNETT (Ed.). *Int. Genet. Congr., Proc.*, **7** *th*, Edimburgh, 23-30, august 1939. Cambridge Univer. Press.

KAUFMANN M. L., 1971. The random method of oat breeding for productivity. *Can. J. Plant Sci.*, **51**, 13-16.

KNOTT D. R. and KUMAR J., 1975. Comparison of early generations yield testing and single seed descent procedure in wheat breeding. *Crop Sci.*, **15** (3), 295-299.

LUPTON F. G. and WHITEHOUSE R. N., 1957. Studies on the breeding of self-pollinating cereals. I. Selection methods in breeding for yield. *Euphytica*, **6**, 169-184.

MCGINNIS R. C. and SHEBESKI L. H., 1968. The reliability of single plant selection for yield in F_2. *Proc. 3rd Intern. Wheat Gen. Symp., Proc.*, Canberra 5-9 August 1968, Austral. Acad. Sci., 410-415.

NILSSON-EHLE H., 1912. In *Methods of plant breeding* HAYER H. K. and IMMER F. R. Mc. Graw-Hill book company New-York, 1942.

SHEBESKI L. H., 1967. Wheat and Wheat breeding. *Proc. Canadian Centennial Wheat Symposium*, 249-272. Modern Press, Saskatoon.

MINISTÈRE DE L'AGRICULTURE
I. N. R. A.
Centre de Recherches de RENNES
STATION D'AMÉLIORATION DES PLANTES
B.P. 29 - 35650 LE RHEU
Tél. : (99) 00.71.92

Ann. Amélior. Plantes, 1978, **28** (4), 351-370.

Développement phasique et productivité du Soja : étude variétale

R. ECOCHARD, M. DENUC et P. AUSSEL

Laboratoire d'Amélioration des Plantes,
E.N.S.A.T., 145, avenue de Muret,
31000 Toulouse

Résumé

Le rendement, comme la précocité, dépend étroitement, chez le Soja, de l'action simultanée de la température et de la photopériode. L'étude de trente variétés d'origines géographiques diverses, dans les conditions écologiques du Sud-Ouest français, a montré comment ces deux paramètres conditionnent les relations entre la durée des différentes phases de développement et, à travers ces relations, l'expression de la productivité. Lorsque le semis se fait tardivement, la phase finale de développement joue un rôle grandissant dans la durée totale du cycle. Comme c'est celle de remplissage des gousses, le rendement qui en résulte décroît vite : les variétés les plus sensibles à la longueur du jour manifestent un déficit de production avant même que le retard de la maturité physiologique ne signale leur inadaptation.

Par contre, pour des semis faits à date normale, la durée de la phase levée-formation des premières gousses, qui correspond à peu près à la construction de l'appareil foliaire, apparaît comme un bon prédicteur des performances d'un génotype. A de rares exceptions près, ce sont les valeurs intermédiaires de cette durée qui, chez les types américains surtout, conduisent aux meilleurs rendements en grains.

Introduction

Pour caractériser l'adaptation variétale du Soja aux diverses zones de culture d'Amérique du Nord, on a défini des « groupes de maturité » qui vont de OO et O près de la frontière U.S.A.-Canada jusqu'au groupe VIII en Floride (HARTWIG 1973).

Ce système de classification recouvre en fait deux notions à ne pas confondre, exigences thermiques et exigences photopériodiques. Les phénomènes en cause, quoique liés dans leur expression, ont des bases génétiques distinctes. Le premier aspect a d'ailleurs, à ce point de vue, été plus étudié que l'autre (BERNARD, 1971; BUZZEL, 1971). En pratique, toutefois, les variétés les plus précoces sont souvent les plus indifférentes à la longueur du jour; mais il y a des exceptions (POLSON, 1972; CRISWELL et HUME, 1972).

En France, la culture du Soja est tout à fait possible au moins en zone Sud (BLANCHET, 1975) et d'ailleurs se développe progressivement; ce sont les groupes O, I et II qui, à cette latitude, conviennent le mieux. Cependant le complexe climatique, chaleur, humidité et luminosité, n'est pas parfaitement adapté aux variétés américaines les plus performantes, tandis que les types sélectionnés en Europe de l'Est sous des climats plus proches des nôtres ont des niveaux de production insuffisants (BLANCHET *et al.*, 1977; PLANCHON et VIGNES, 1978).

A latitude égale, 43° N, une même variété fleurit nettement plus tard à Toulouse qu'à Guelph (Ontario); toute la structure de la plante et notamment l'abondance du feuillage s'en trouve modifiée, ce qui ne manque pas d'influencer le rendement.

Il est donc apparu utile de reprendre l'étude des cycles phénologiques des principales variétés de soja expérimentées en France, et ceci en distinguant leur origine, américaine ou européenne. Le but du présent travail est d'analyser les relations entre la durée des diverses phases de développement et le cycle complet de végétation, ainsi que les relations entre ces durées et le rendement. En séparant dans ces durées la part de la température et celle de la photopériode, on cherchera à caractériser les réactions variétales en vue de faciliter le choix des géniteurs dans un programme d'amélioration génétique.

Considérations théoriques

La durée du cycle végétatif complet, ou celle d'une de ses phases, est souvent exprimée en nombre de jours. Cette mesure est évidemment insuffisante puisqu'elle ignore tous les facteurs climatiques influençant le développement.

Le rôle, assez évident, de la température a été pris en considération depuis longtemps. On a cherché à définir un « indice thermique » quotidien dont la sommation serait plus représentative d'un processus de croissance, et donc plus reproductible, que le nombre de jours. Le plus simple indice qui ait été proposé est une fonction linéaire de la température moyenne au jour j :

$$I_j = \frac{T_{min} + T_{max}}{2} - T_0 \text{ avec } I_j \geqslant 0$$

Cette notion de « somme de température » est fréquemment employée pour les céréales à paille chez lesquelles, par ailleurs, le zéro de végétation T_0 est assez exactement 0 °C.

GILMORE et ROGERS (1958) sont les premiers à remettre en question la proportionnalité vitesse de croissance /température impliquée dans l'indice ci-dessus et à suggérer de tenir compte de l'effet dépressif des hautes températures. En se basant sur des courbes expérimentales obtenues en conditions contrôlées, on trouve qu'une relation du deuxième degré rend mieux compte des faits, tant pour le Maïs (CROSS et ZUBER, 1972) que pour le Soja (BROWN, 1960). Le zéro de végétation serait alors 50° F (= 10 °C) et la température optimum de croissance 86° F (= 30 °C) pour les deux espèces. A partir des statistiques climatiques de la région des Grands Lacs, BROWN et CHAPMAN (1961) ont ainsi pu tracer la carte des indices thermiques cumulés au cours d'une saison agricole moyenne, et en déduire l'aire d'adaptation des variétés de soja selon leurs exigences.

Plus tard ces auteurs ont repris en considération le rôle des températures

nocturnes, avec un minimum à 40° F seulement (= 4,5 °C) et un effet proportionnel sur le développement. L'indice finalement obtenu s'écrit (BROWN et CHAPMAN, 1972) :

$$\text{Heat Unit (HU)} = \frac{(T_{min} - 40) + (4{,}39\ T_{max} - 0{,}0256\ T^2_{max} - 155{,}18)}{2}$$

soit, après transformation en degrés Celsius :

$$HU = 0{,}9(T_{min} - 4{,}5) + 1{,}67(T_{max} - 10) - 0{,}042(T_{max} - 10)^2 \quad (1)$$

Cet indice est largement utilisé au Canada tant pour le Soja que pour le Maïs. Des systèmes assez voisins ont été utilisés dans d'autres pays, notamment en Argentine (PASCALE *et al.*, 1971). C'est le système de BROWN et CHAPMAN que GINOUVES et ROQUES (1977) ont employé pour cartographier le Sud-Ouest français.

Cependant pour le Soja on sait qu'au besoin en chaleur s'ajoutent les exigences photopériodiques (GARNER et ALLARD, 1930). Non seulement la floraison est retardée en jours longs, mais les phases ultérieures sont elles-mêmes influencées par la photopériode (JOHNSON *et al.*, 1960; LAWN et BYTH, 1974).

Ce facteur était d'ailleurs pris en considération par BROWN dès 1960; il remarquait en effet que la durée levée-floraison, à température constante, reste elle-même à peu près invariable lorsqu'on l'exprime par le nombre total d'heures de nuit écoulées pendant cette phase. La vitesse de la phase, inverse de la durée, s'écrit :

$$Y = \frac{10\,000}{n(24 - L)}$$

et elle est constante à température constante. De la sorte, le produit :

$$M = n(24 - L)\ (4{,}39\ T - 0{,}0256\ T^2 - 155{,}18)$$

où n est la durée en jours de la levée à la floraison, L la longueur du jour en heures et T la température, est constant (et valable pour une large gamme de variétés) lorsqu'on fixe en conditions contrôlées L ou T, et qu'on donne à l'autre paramètre différentes valeurs expérimentalement choisies.

En conditions naturelles, toutefois, L et T varient de façon continue. Pour en tenir compte, MAJOR *et al.* (1975) généralisent l'approche précédente en définissant un « indice quotidien de développement » :

$$I_j = f(L_j) \times f'(T_j)$$

sans fixer *a priori* la forme des fonctions f et f'. Ils les expriment simplement de la manière la plus générale :

$$f(L) = a_1(L - a_0) + a_2(L - a_0)^2$$
$$f'(T) = b_1(T - b_0) + b_2(T - b_0)^2$$

Si aucun autre facteur climatique n'est limitant, la durée complète d'une phase s'exprimera, entre deux bornes S_1 et S_2, par la sommation :

$$M_{S_1S_2} = \sum_{S_1}^{S_2} f(L_j) \times f'(T_j)$$

C'est par l'analyse de régression itérative de ROBERTSON que MAJOR *et al.* (1975) déterminent expérimentalement les valeurs de a_0, a_1, a_2, etc... qui, pour une

variété donnée et une phase de développement donnée, minimisent les variations de M selon les lieux et les années.

Les développements ultérieurs et les résultats de cette intéressante méthode seront à suivre de près.

Pour nous, toutefois, dans le présent travail, nous retiendrons la méthode de BROWN et CHAPMAN (1972) pour sa facilité d'emploi et la distinction relativement bonne qu'elle permet de faire entre effet de la température et effet de la photopériode.

Matériel et méthodes

Les variétés de soja étudiées ici sont au nombre de 30, appartenant aux groupes OO à II, soit 15 variétés d'Amérique du Nord et 15 originaires d'Europe Centrale (tabl. 1).

Elles étaient cultivées sur le terrain expérimental, limono-argileux, de la Station d'Agronomie de l'I.N.R.A. à Toulouse-Auzeville (*).

Les données, dont il est fait état ici, sont tirées du dispositif expérimental implanté sur cette Station en 1975-1976, sous forme d'essais comparatifs de rendement en lattice-balancé 4 × 4 à 3 répétitions. Ces deux années ont été caractérisées par des températures estivales plus élevées, et des précipitations plus rares (surtout en 1976) que la moyenne climatique du site.

TABLEAU I

Liste des variétés étudiées. Les numéros figurant en essai dans les semis échelonnés de 1976 sont les suivants : 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 12, 16, 18, 19, 27

Variétés d'Amérique du Nord				Variété d'Europe centrale			
N°	Variété	Groupe mat.	Origine	N°	Variété	Groupe mat.	Origine
1	« Ada »	O	U.S.A. (Min.)	16	« Adepta »	O	D.D.R.
2	« Altona »	OO	Canada	17	« Flambeau »	I	U.R.S.S.
3	« Amsoy 71 »	II	U.S.A. (Ind.)	18	« Giessen 143/67 »	O	R.F.A.
4	« Anoka »	I	U.S.A. (Min.)	19	« GSZ 3 »	I	Hongrie
5	« Chippewa 64 »	I	U.S.A. (Ill.)	20	« Iregi Korona »	II	Hongrie
6	« Hodgson »	I	U.S.A. (Min.)	21	I_1	O	Hongrie
7	« Merit »	O	Canada	22	I_3	I	Hongrie
8	« Steele »	I	U.S.A. (Min.)	23	I_5	O	Hongrie
9	« Swift »	O	U.S.A. (Min.)	24	ISZ 7	O	Hongrie
10	« Kingsoy (= S.1474) »	II	U.S.A. (Io.)	25	ISZ 10	I	Hongrie
11	« Vansoy »	I	Canada	26	ISZ 11	I	Hongrie
12	« Wells »	II	U.S.A. (Ind.)	27	ISZ 12	I	Hongrie
13	« Wilkin »	O	U.S.A. (Min.)	28	« Pannonia 10 »	I	Hongrie
14	« XK 125 »	II	U.S.A. (Ill.)	29	« Warszawska »	OO	Pologne
15	« XK 505 »	II	U.S.A. (Ill.)	30	« Caloria »	I	R.F.A.

(*) Dans le cadre d'un accord de coopération I.N.R.A.-E.N.S.A.T. Nous remercions à cette occasion R. BLANCHET, Directeur de la Station et son Équipe.

Pour éviter que le facteur eau ne joue un rôle limitant, n'ont été retenues pour le présent travail que les données observées sous irrigation. 80 p. 100 de « l'évapotranspiration maximale » étaient donnés par aspersion, en 3 ou 4 fois selon l'essai, entre le début de la floraison et le gonflement des gousses, avec en outre deux irrigations de pré-semis pour l'essai 1976 III.

Toutes les parcelles étaient desherbées par l'association alachlore-linuron. L'inoculation par *Rhizobium japonicum* (souche G_3) fut réalisée en pré-semis par incorporation lors de la dernière façon superficielle.

Essais 1975

Un des essais comprenait toutes les variétés d'Amérique du Nord, l'autre toutes celles d'Europe Centrale, moins une qui figurait dans l'essai précédent. Les deux essais étaient situés à faible distance l'un de l'autre sur des sols de fertilité très semblable. Le semis a été effectué au semoir, entre le 12 et le 14 mai, à une densité d'environ 35 graines au m^2, en parcelles élémentaires de 25 m^2 dont 10 récoltés.

Essais 1976

Le dispositif comportait simultanément 14 des 30 variétés de l'année précédente (cf. tabl. 1). Il a été semé identiquement à trois dates successives : semis I le 2 avril, semis II le 3 mai, semis III le 1er juin.

Données observées

Les notations suivantes ont été effectuées :

— levée (L), lorsque la moitié des plantes environ émergent au-dessus du sol;

— début floraison (F) lorsqu'environ 10 p. 100 des plantes épanouissent leur première fleur (stade R_2 de Fehr et Caviness, 1977);

— début formation des gousses (G) lorsqu'environ 10 p. 100 des plantes portent des gousses atteignant 1 cm (stade R_3 de Fehr et Caviness, 1977);

— maturité (M) lorsque 90 p. 100 des plantes ont les graines libres dans la gousse; elles ont à ce moment ± 20 p. 100 d'humidité (stade R_8 de Fehr et Caviness, 1977).

Les températures minimale et maximale à 2 m sous abris ont été relevées sur la Station même. L'indice thermique quotidien HU a été calculé à partir de l'expression (1) écrite sous la forme :

$$HU = 0{,}9\ T_{min} + 2{,}51\ T_{max} - 0{,}0421\ T^2_{max} - 24{,}9$$

Il a été ensuite totalisé sur la durée des différentes phases de développement prises en considération. Les rendements moyens par variété et par essai sont exprimés à 0 p. 100 d'humidité après passage des graines à l'étuve.

Résultats et discussion

1. — *Durée relative des diverses phases de développement*

Les relations entre la durée totale du développement (en HU) et celle de ses diverses composantes ont été mises en évidence sur des graphes ayant LM pour abscisse et LF, FG, LG ou GM pour ordonnée, dans chacune des cinq séries :

— 1975 variétés américaines,
— 1975 variétés européennes,
— 1976 semis I, 1976 semis II, 1976 semis III.

Des 20 graphes ainsi obtenus, nous ne présenterons que 7, illustrant les divers aspects à considérer (fig. 1 à 7). On remarque ce qui suit :

1. La distribution des points représentatifs des variétés montre des relations positives nettement linéaires, avec cependant dans quelques cas un point et un seul significativement à l'écart des autres.

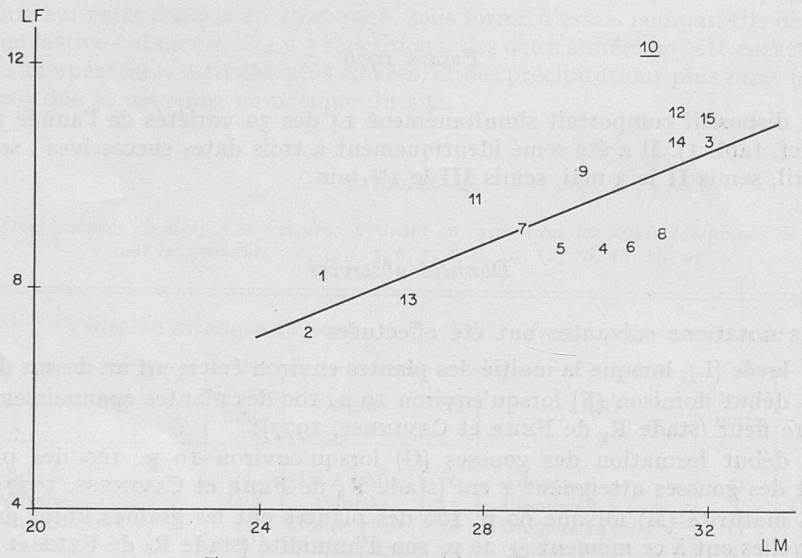


FIG. 1. — *1975 : variétés américaines.*

FIG. 1 à 7. — *Relation entre la durée d'une phase de développement et la durée de développement complet, l'une et l'autre exprimées en 100 HU* (voir définition p. 3). *Ajustement linéaire.*

2. Ce point aberrant est toujours celui de la variété « Kingsoy », tant en 1976 qu'en 1975 (fig. 1, 2, 3) et, parmi les variétés européennes, « Iregi Korona » (fig. 4) qui ne figurait pas en 1976.

Les calculs de régression et de corrélation ont été réalisés dans tous les cas de figure en écartant les données relatives à ces deux variétés (soulignées sur les graphes). Nous devons donc d'abord analyser la signification de ces corrélations, puis chercher à interpréter les cas particuliers des variétés « Kingsoy » et « Iregi Korona ».

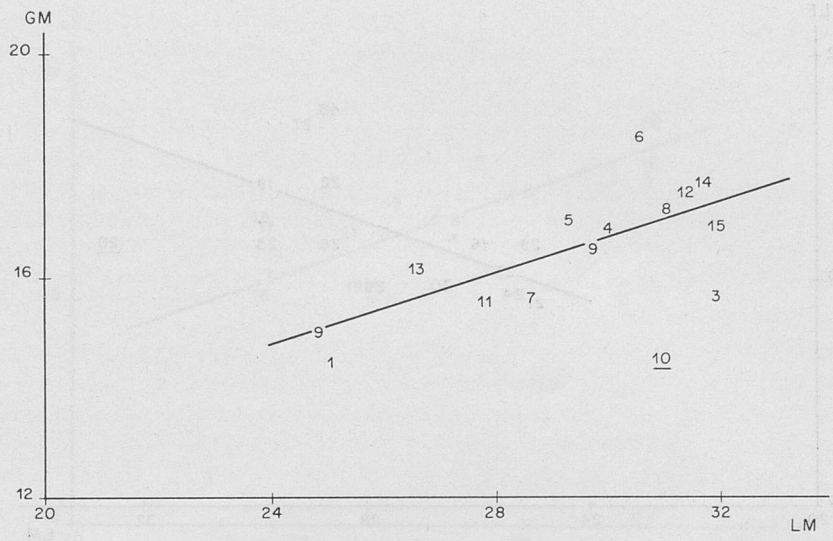


FIG. 2. — *1975 : variétés américaines.*

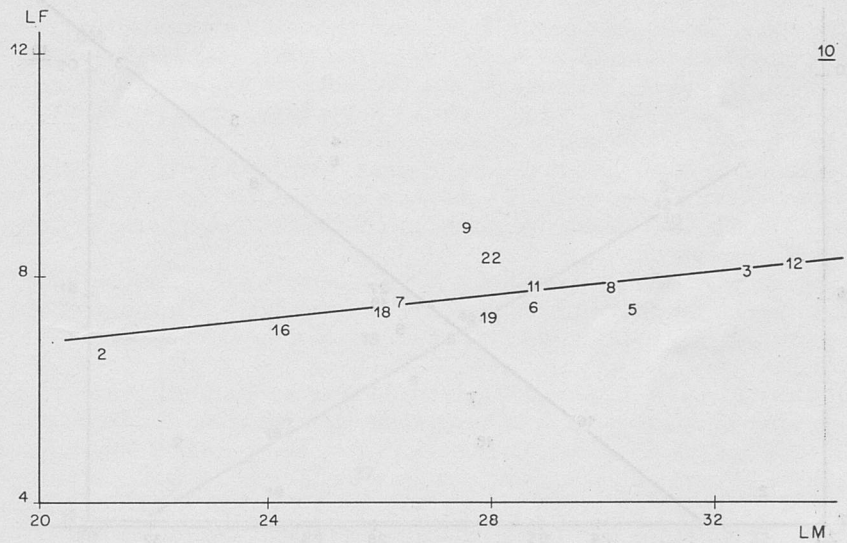


FIG. 3. — *1976 : semis I.*

Quelles que soient l'année ou la date de semis, la durée totale de végétation LM est très étroitement liée à la durée de la phase de formation des graines GM (fig. 5). Les coefficients de corrélation, tous significatifs au seuil de 1 p. 100 sont :

— 1975 variétés américaines : R = 0,72,
— 1975 variétés européennes : R = 0,80,
— 1976 semis I : R = 0,94; semis II : R = 0,93; semis III : R = 0,92.

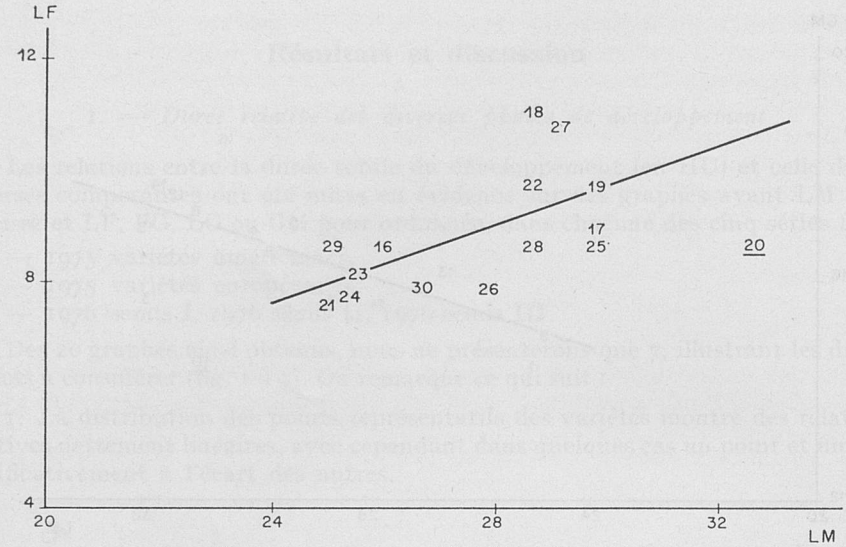


FIG. 4. — *1975 : variétés d'Europe centrale.*

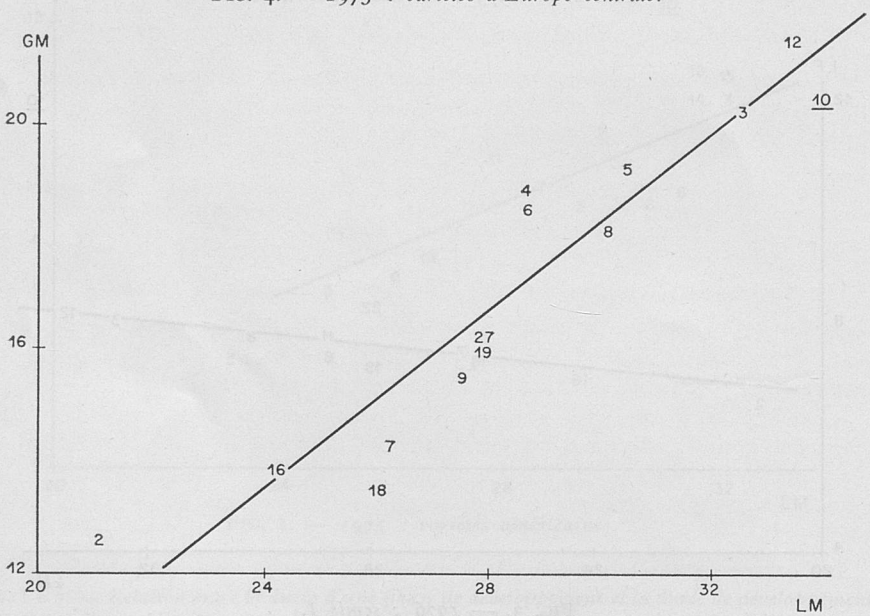


FIG. 5. — *1976 : semis I.*

La liaison entre la durée LM et celle de la première phase de développement est, dans l'ensemble, moins étroite que la précédente (fig. 1 et 4) :

— 1975 variétés américaines : R = 0,81,
— 1975 variétés européennes : R = 0,61,
— 1976 semis I : R = 0,50; semis II : R = 0,52; semis III : R = 0,83.

(R_{lim} = 0,48 et 0,50 respectivement pour 14 et 13 degrés de liberté).

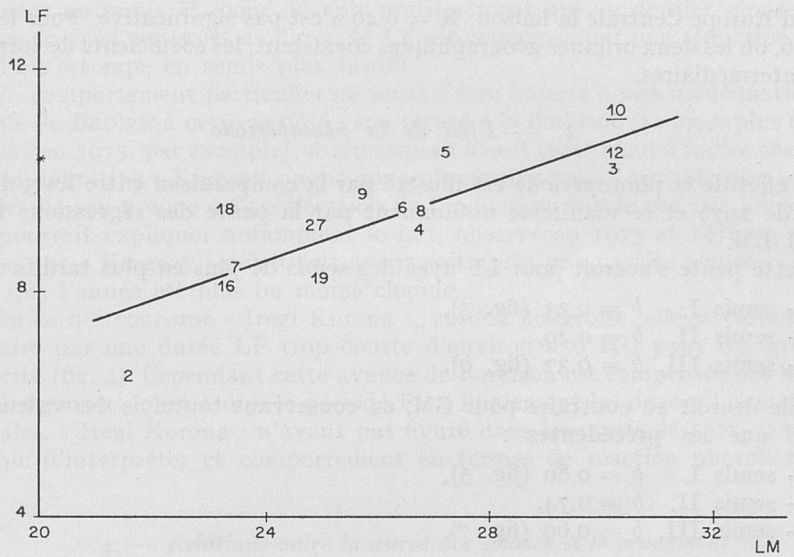


FIG. 6. — *1976 : semis III.*

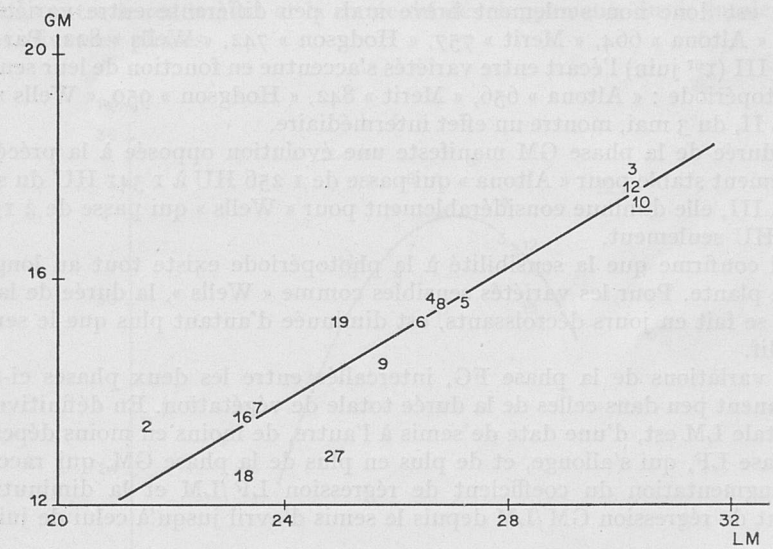


FIG. 7. — *1976 : semis III.*

En ce qui concerne la phase intermédiaire FG, sa relation avec la durée totale du cycle paraît différer selon l'origine géographique : significativement positive, R = 0,66, pour les variétés américaines, elle est de tendance négative, R = — 0,36, pour les européennes. Cependant la brièveté de cette phase ne permet pas de conclure sans une certaine prudence. En considérant, pour lever le doute, la phase LG = LF + FG la tendance se précise : les variétés américaines montrent une forte liaison de cette phase avec le cycle total, R = 0,91. Par contre chez les va-

riétés d'Europe Centrale la liaison, R = 0,40 n'est pas significative. Pour les semis de 1976, où les deux origines géographiques coexistent, les coefficients de corrélation sont intermédiaires.

2. — *Effet de la photopériode*

L'effet de la photopériode est illustré par la comparaison entre les 3 dates de semis de 1976 et se manifeste notamment par la pente des régressions LF/LM et GM/LM.

Cette pente s'accroît pour LF avec des semis de plus en plus tardifs :

— semis I, $b = 0{,}23$ (fig. 3),
— semis II, $b = 0{,}29$,
— semis III, $b = 0{,}37$ (fig. 6).

Elle décroît au contraire pour GM, en conservant toutefois des valeurs plus élevées que les précédentes :

— semis I, $b = 0{,}80$ (fig. 5),
— semis II, $b = 0{,}74$,
— semis III, $b = 0{,}60$ (fig. 7).

Ces faits s'interprètent ainsi : en semis très précoce (I = 2 avril) toutes les variétés font leur initiation florale en jours courts. La durée de la phase levée-floraison est donc non seulement brève mais peu différente entre variétés, soit en HU : « Altona » 664, « Merit » 757, « Hodgson » 742, « Wells » 822. Par contre en semis III (1er juin) l'écart entre variétés s'accentue en fonction de leur sensibilité à la photopériode : « Altona » 656, « Merit » 842, « Hodgson » 950, « Wells » 1023. Le semis II, du 3 mai, montre un effet intermédiaire.

La durée de la phase GM manifeste une évolution opposée à la précédente. Pratiquement stable pour « Altona » qui passe de 1 256 HU à 1 341 HU du semis I au semis III, elle diminue considérablement pour « Wells » qui passe de 2 153 HU à 1 767 HU seulement.

Ceci confirme que la sensibilité à la photopériode existe tout au long de la vie de la plante. Pour les variétés sensibles comme « Wells », la durée de la phase GM, qui se fait en jours décroissants, est diminuée d'autant plus que le semis est plus tardif.

Les variations de la phase FG, intercallée entre les deux phases ci-dessus, interviennent peu dans celles de la durée totale de végétation. En définitive, cette durée totale LM est, d'une date de semis à l'autre, de moins en moins dépendante de la phase LF, qui s'allonge, et de plus en plus de la phase GM, qui raccourcit. D'où l'augmentation du coefficient de régression LF/LM et la diminution du coefficient de régression GM/LM depuis le semis d'avril jusqu'à celui de juin.

3. — *Cas de « Kingsoy » et de « Iregi Korona »*

En 1975 « Kingsoy » se caractérise par une durée LF nettement plus longue que la durée totale de son cycle ne l'aurait suggéré : 250 HU de trop environ (fig. 1). Ce retard se répercute sur la date d'apparition du stade G, mais il est exactement compensé par une réduction de la phase GM (fig. 2).

Les données de 1976 confirment ces faits, en apportant une précision supplémentaire grâce aux semis décalés : l'excès de durée de la phase LF par rapport aux autres variétés est maximal en semis précoce, 350 HU (fig. 3), passe à 120 HU

seulement au semis II, pour devenir pratiquement nul au dernier semis (fig. 6). Comme en 1975 cet excès de durée de LF est compensé par une réduction de GM, laquelle s'estompe en semis plus tardif.

Ce comportement particulier ne saurait être imputé à une inadéquation de la formule de BROWN à cette variété : son retard à la floraison (14 jours plus tard que « Wells » en 1975, par exemple), se remarquait avant tout calcul d'indice thermique.

En définitive « Kingsoy » nous apparaît comme moins sensible que les autres variétés de son groupe à l'accélération de l'induction florale par des jours courts. Cela pourrait expliquer notamment le fait, observé en 1975 et 1976 et retrouvé depuis, que « Kingsoy » mûrit soit avant soit après une variété comme « Wells », selon que l'année est plus ou moins chaude.

En ce qui concerne « Iregi Korona », variété hongroise, elle se caractérise au contraire par une durée LF trop courte d'environ 250 HU pour son groupe de précocité (fig. 4). Cependant cette avance de floraison est compensée dès la formation des gousses, c'est-à-dire la période FG : finalement les durées LG et GM sont normales. « Iregi Korona » n'ayant pas figuré dans les essais de 1976, il n'est pas possible d'interpréter ce comportement en termes de réaction photopériodique.

4. — *Relations entre la durée des phases et le rendement*

Dans cette deuxième partie de notre étude, nous analyserons maintenant les relations entre le rendement et la durée du développement, durée totale, ou durée de ses diverses phases.

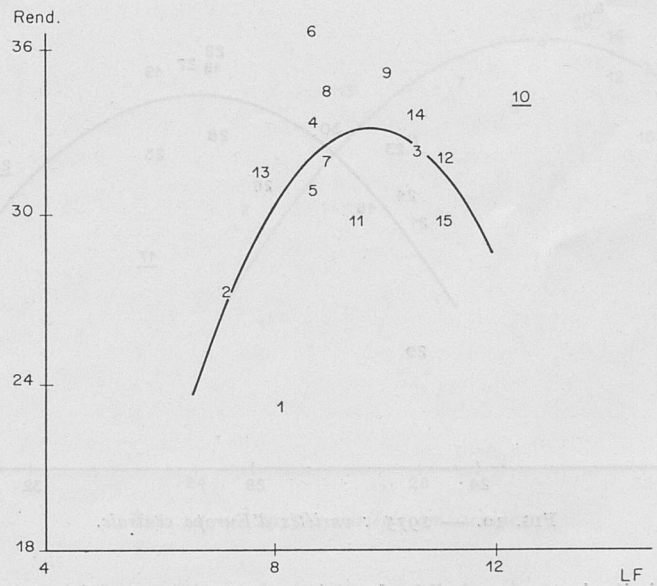


FIG. 8. — *1975 : variétés américaines.*

FIG. 8 à 16. — *Relation entre le rendement exprimé en q/ha à 0 p. 100 d'humidité et la durée d'une phase de développement ou la durée de développement complet exprimée en 100 HU. Ajustement à une courbe du deuxième degré.*

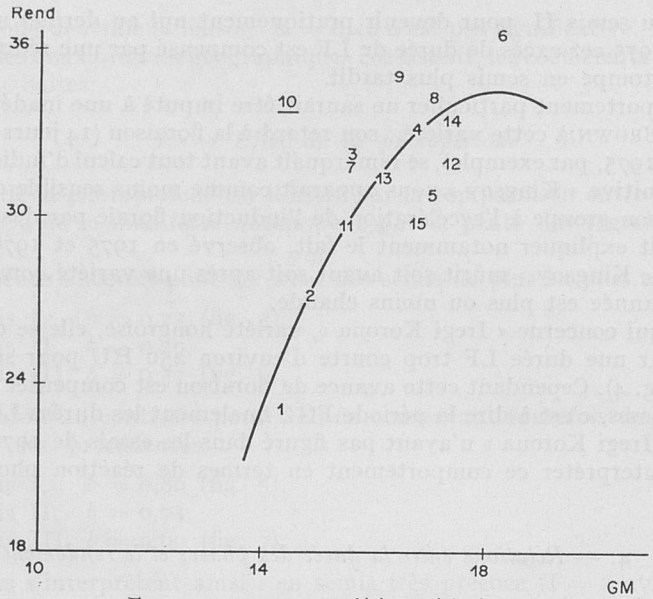


FIG. 9. — *1975 : variétés américaines.*

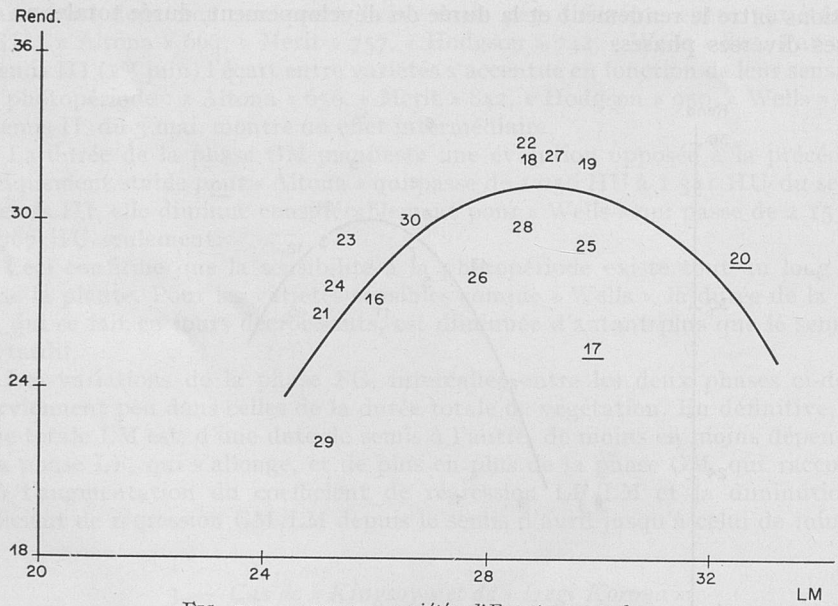


FIG. 10. — *1975 : variétés d'Europe centrale.*

Là aussi, il n'est pas possible de présenter tous les graphes correspondant à ces diverses relations pour chacune des cinq séries variétales. Ceux qui sont rapportés ici (fig. 8 à 16) suffisent pour illustrer les remarques suivantes :

1. Parmi les variétés américaines, « Kingsoy » à nouveau s'écarte de la tendance générale dans plusieurs cas (fig. 8 ou 9, par exemple). Nous retrouvons aussi

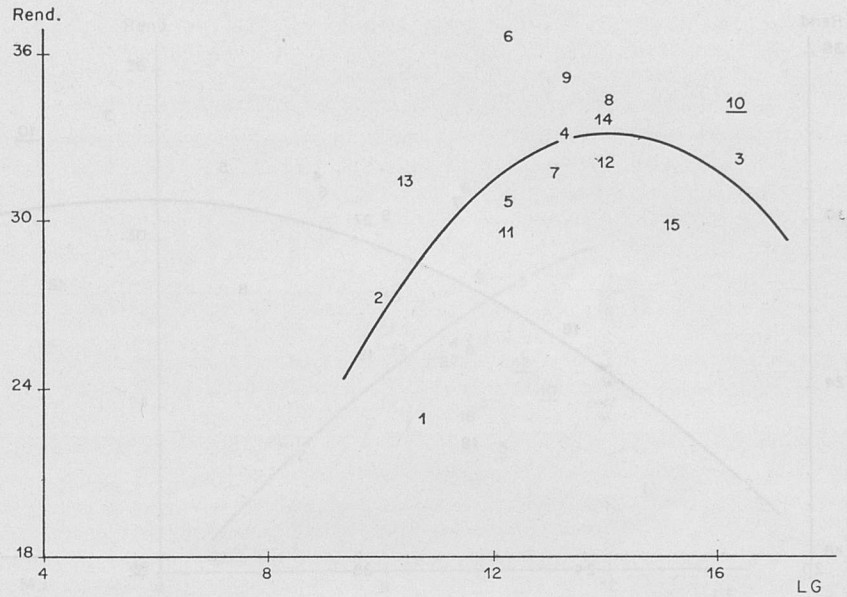


FIG. 11. — *1975 : variétés américaines.*

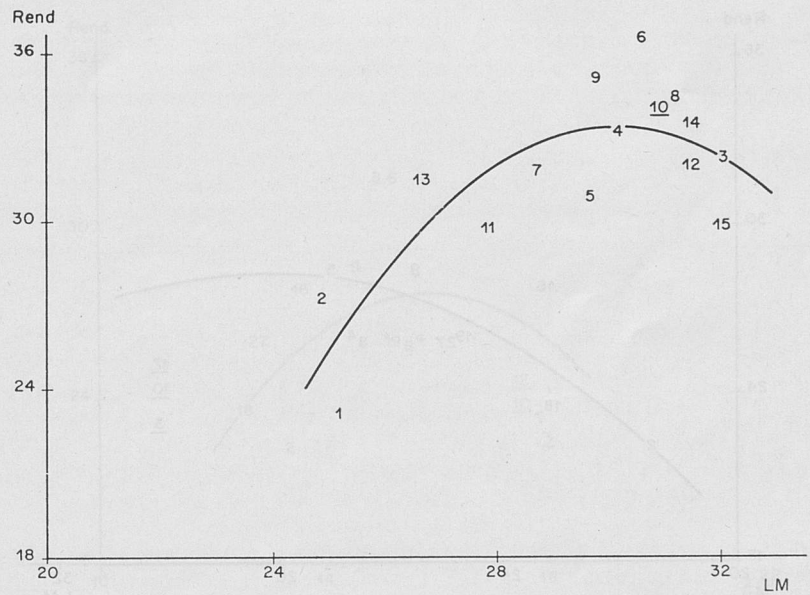


FIG. 12. — *1975 : variétés américaines.*

« Iregi Korona » en position aberrante parmi les types européens, auquel « Flambeau » s'ajoute parfois (fig. 10). Malgré d'inévitables fluctuations, les autres variétés ne s'écartent pas de façon significative.

2. Ces exceptions étant écartées, les corrélations entre rendement et durée d'une phase sont très nettement positives dans la plupart des cas. Toutefois un

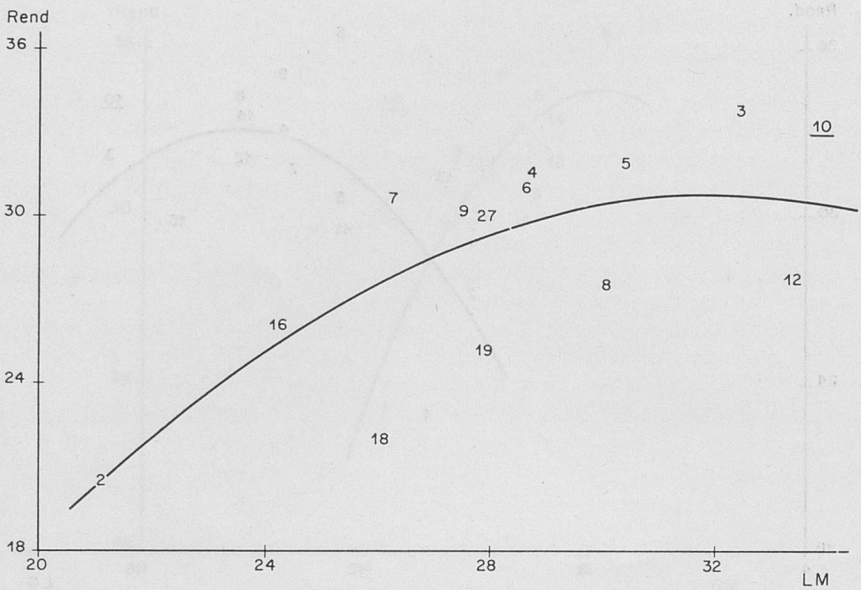


FIG. 13. — *1976 : semis I.*

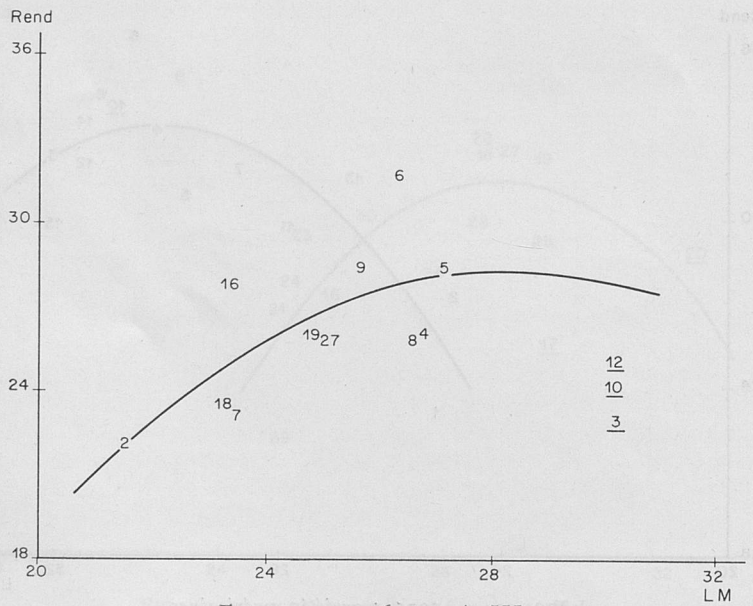


FIG. 14. — *1976 : semis III.*

ajustement curvilinéaire paraît plus approprié (fig. 10 et 11), le rendement passant souvent par un maximum au delà duquel il décroît (fig. 8 et 12).

Pour tenir compte de cette remarque, les données ont été ajustées à une relation du deuxième degré :

$$y - y_0 = -k(x - x_0)^2$$

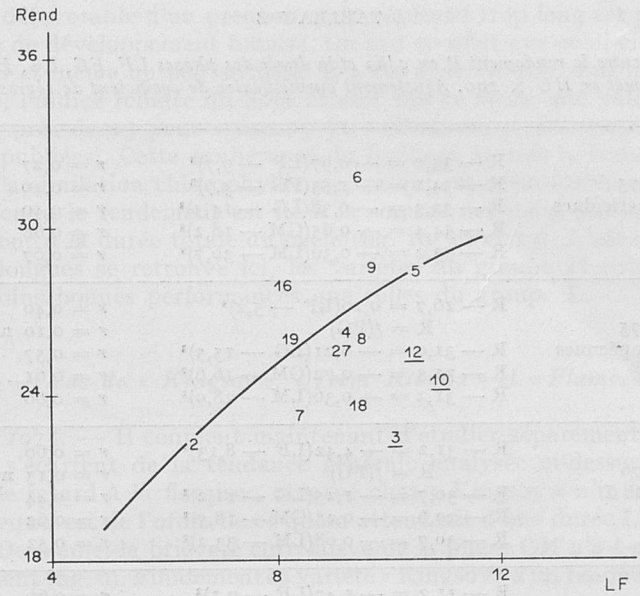


FIG. 15. — *1976 : semis III.*

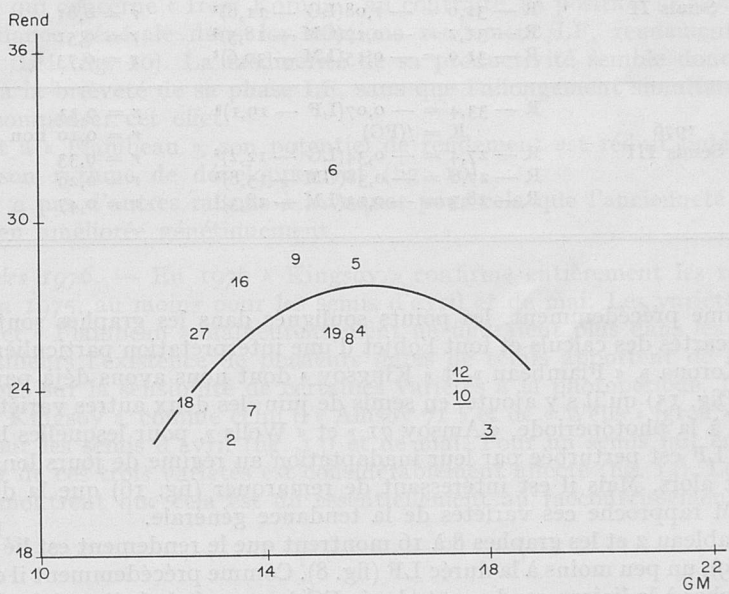


FIG. 16. — *1976 : semis III.*

où y est le rendement et x la durée d'une phase de développement. Le coefficient de corrélation quadratique r et son degré de signification ont été calculés dans tous les cas.

On trouvera au tableau 2 les résultats de cette analyse, ainsi que les valeurs de x_0, y_0 et k lorsque r est significatif.

TABLEAU 2

Relation entre le rendement R en q /ha et la durée des phases LF, FG, LG, LM et GM exprimée en HU × 100. Ajustement curvilinéaire de coefficient de régression r

1975 Var. américaines	$R - 33,0 = -0,97(LF - 9,7)^2$	$r = 0,27$
	$R - 34,1 = -1,53(FG - 4,7)^2$	$r = 0,40$
	$R - 31,3 = -0,38(LG - 14,3)^2$	$r = 0,40$
	$R - 34,4 = -0,65(GM - 18,2)^2$	$r = 0,68$
	$R - 33,2 = -0,30(LM - 30,7)^2$	$r = 0,67$
1975 Var. européennes	$R - 26,7 = 0,20(LF - 5,2)^2$	$r = 0,40$
	$R = f(FG)$	$r = 0,10$ non sign.
	$R - 31,0 = -0,21(LG - 15,5)^2$	$r = 0,57$
	$R - 31,5 = -0,72(GM - 16,6)^2$	$r = 0,61$
	$R - 31,2 = -0,36(LM - 28,9)^2$	$r = 0,60$
1976 Semis I	$R - 31,2 = -4,42(LF - 8,13)^2$	$r = 0,60$
	$R = f(FG)$	$r = 0,13$ non sign.
	$R - 30,7 = -1,25(LG - 11,2)^2$	$r = 0,44$
	$R - 29,6 = -0,25(GM - 18,5)^2$	$r = 0,62$
	$R - 30,7 = -0,08(LM - 33,2)^2$	$r = 0,52$
1976 Semis II	$R - 31,2 = -1,47(LF - 9,1)^2$	$r = 0,60$
	$R = f(FG)$	$r = 0,10$ non sign.
	$R - 31,0 = -1,08(LG - 11,8)^2$	$r = 0,81$
	$R - 31,2 = -0,27(GM - 18,5)^2$	$r = 0,51$
	$R - 31,0 = -0,15(LM - 30,6)^2$	$r = 0,73$
1976 Semis III	$R - 33,4 = -0,07(LF - 19,1)^2$	$r = 0,33$
	$R = f(FG)$	$r = 0,10$ non sign.
	$R - 27,4 = -0,34(LG - 12,2)^2$	$r = 0,33$
	$R - 27,8 = -0,38(GM - 15,8)^2$	$r = 0,29$
	$R - 28,3 = -0,13(LM - 28,5)^2$	$r = 0,47$

Comme précédemment, les points soulignés dans les graphes sont ceux qui ont été écartés des calculs et font l'objet d'une interprétation particulière, à savoir « Iregi Korona », « Flambeau » et « Kingsoy » dont nous avons déjà parlé. On remarque (fig. 15) qu'il s'y ajoute, en semis de juin, les deux autres variétés les plus sensibles à la photopériode, « Amsoy 71 » et « Wells », pour lesquelles la durée de la phase LF est perturbée par leur inadaptation au régime de jours longs qu'elles subissent alors. Mais il est intéressant de remarquer (fig. 16) que la durée de la phase GM rapproche ces variétés de la tendance générale.

Le tableau 2 et les graphes 8 à 16 montrent que le rendement est lié à la durée GM (fig. 9), un peu moins à la durée LF (fig. 8). Comme précédemment il est difficile de s'attacher à la liaison rendement /durée FG à cause de la brièveté de cette phase intermédiaire.

Mais si l'on considère à nouveau la somme LG des deux premières phases de développement, qui va de la levée jusqu'à la formation des gousses, on voit (fig. 11 et tabl. 2), que sa durée est liée au rendement aussi étroitement que celle de la deuxième partie du cycle, GM. Cependant, au delà d'une durée optimale de LG les rendements diminuent. Cela est plus net dans le groupe des variétés américaines, ce qui est à rapprocher de ce que nous avons dit de la liaison LG /LM.

Un effet défavorable d'un premier cycle végétatif trop long est probablement lié à un excès de développement foliaire. On sait en effet que celui-ci s'accroît jusqu'au stade G et même un peu au delà. Il a été observé que, sous nos climats et en sol irrigué, l'indice foliaire du Soja atteint dès ce stade une valeur de 10 pour « GSZ 3 » et près de 13 pour « Amsoy 71 » (PLANCHON, DENUC et ÉCOCHARD, données non publiées). Cette exubérance du feuillage accroît la transpiration sans bénéficier à l'assimilation chlorophyllienne, ce qui est défavorable au rendement.

Bien entendu le rendement est lié à la somme des deux phases précédentes LG et GM, donc à la durée totale du cycle (fig. 10, 12 et 13). L'effet dépressif des phases trop longues se retrouve ici, les variétés du groupe II ayant dans l'ensemble de moins bonnes performances que celles du groupe I.

5. — *Cas de « Kingsoy », « Iregi Korona » et « Flambeau »*

Données 1975. — Il convient maintenant d'étudier séparément le cas de ces variétés qui s'écartent de la tendance générale analysée ci-dessus. La figure 8 montre que le retard à la floraison observé chez « Kingsoy » n'influence pas son rendement, lequel est de l'ordre de ce qu'on attendrait d'une durée LF plus réduite de 250 HU. De même, la brièveté corrélative de la phase GM n'a-t-elle pas d'effet sur le rendement (fig. 9). Finalement la variété « Kingsoy » a un rendement conforme à la durée totale de son développement (fig. 12).

En ce qui concerne « Iregi Korona » au contraire, sa position ne s'écarte pas de la tendance générale dans les relations rendement/LF, rendement/GM et rendement/LM (fig. 10). La médiocrité de sa productivité semble donc simplement liée à la brièveté de sa phase LF, sans que l'allongement simultané de FG suffise à compenser cet effet.

Quant à « Flambeau », son potentiel de rendement est réduit indépendamment de son rythme de développement (fig. 10).

Il n'y a pas d'autres raisons à invoquer pour cela que l'ancienneté de cette variété, peu améliorée génétiquement.

Données 1976. — En 1976 « Kingsoy » confirme entièrement les tendances décelées en 1975, au moins pour les semis d'avril et de mai. Les variétés « Iregi Korona » et « Flambeau » malheureusement ne figuraient plus dans les essais.

Par ailleurs l'existence de plusieurs dates de semis apportent de nouvelles informations sur la sensibilité de certaines variétés à la photopériode. Le rendement de « Kingsoy », comme celui d'« Amsoy 71 » et de « Wells » (groupe II), est normal pour les semis d'avril (fig. 13) et de mai. Pour un semis fait en juin, le rendement de ces trois variétés est considérablement affecté (fig. 14). Les figures 15 et 16 montrent que cela est dû essentiellement au raccourcissement de leur phase GM.

Conclusion

L'ensemble des résultats précédents montre l'interpénétration étroite des réactions du Soja à la température et à la photopériode. Dans les conditions naturelles, ces deux processus déterminent conjointement deux aspects essentiels de la production : la date de semis et le rendement en grains.

A moins de conduire les études en conditions contrôlées, il est difficile de disso-

cier les effets de la température et ceux de la photopériode. En année plus chaude, par exemple, un stade de développement donné se produira plus tôt et les jours n'auront pas alors la même longueur. Ceci suffit à expliquer que l'ordre de succession des variétés par date de maturité dépende quelque peu de l'année.

Cela montre aussi que la mesure de durée d'une phase de développement, et *a fortiori* du cycle complet, ne saurait être constant d'une année à l'autre, même en l'exprimant en « unités de chaleur » comme nous l'avons fait ici. Cette mesure pourtant permet, mieux que le nombre de jours, de comparer plusieurs variétés entre elles dans un même semis et de détecter des réactions particulières à la photopériode comme ce fut le cas de « Kingsoy » dans les essais présentés ici.

Pour mieux connaître la gamme, relativement étroite, des variétés adaptées à une zone climatique donnée, il apparaît donc au moins nécessaire de semer le matériel toujours à la même date. Nous avons vu que dans ces conditions, la durée totale de développement est moins liée à celle de sa phase finale, qui est celle du remplissage des graines, qu'à celle de sa phase initiale. Toutefois, ce lien se resserre pour des semis plus tardifs. Alors les jours diminuent, ce qui raccourcit cette phase et, par voie de conséquence, la durée totale du cycle végétatif.

Le rendement suit également la durée de remplissage des graines; il diminue lorsque cette phase raccourcit, le processus de migration des réserves n'ayant sans doute pas le temps de se dérouler normalement. En semis tardif les variétés trop sensibles à la longueur du jour manifestent donc déjà une chute du rendement avant même que le retard de la maturité physiologique ne signale leur inadaptation.

La phase finale de développement de la plante de Soja revêt donc une importance particulière, eu égard à la date de semis. Ceci est d'autant plus vrai que, mesurée de la formation de la première gousse jusqu'à maturité complète, elle intègre une dynamique de floraison que l'on sait largement échelonnée, surtout chez les types « indéterminés », donc sensible aux aléas du milieu. Ceci contraste avec la durée de formation d'une gousse donnée, qui serait beaucoup plus constante, au moins si l'on s'en réfère à une espèce voisine, le Haricot (BANNEROT, *comm. pers.*). Ainsi pourrait s'expliquer la liaison rendement/durée GM, qui reflète la corrélation étroite, chez le Soja, entre rendement et nombre de gousses.

En ce qui concerne la date de floraison, c'est essentiellement un indice de la réaction variétale à la longueur du jour. Ce sera donc le meilleur indicateur de l'adaptation d'une variété à la latitude. Mais, pour une zone donnée, elle est un moins bon prédicteur de la précocité totale et du rendement que la durée de la phase finale de développement. Ceci est d'autant plus vrai en semis plus tardif.

Par contre la phase de développement qui, de la levée va jusqu'à la formation des gousses, nous est apparue en semis normal, comme fortement liée à la durée totale du cycle dont elle fournit une prédiction satisfaisante, surtout pour les sojas de type américain. La durée de cette phase influence défavorablement le rendement pour des valeurs trop faibles, ou au contraire trop élevées. Il semble que les rendements les meilleurs soient obtenus pour une durée optimale de cette période qui correspond à peu près à l'établissement du système foliaire : trop courte elle entraîne une surface assimilatrice trop réduite, mais par contre au delà d'une certaine limite la transpiration foliaire et sans doute l'ombrage dans l'épaisseur du couvert deviennent préjudiciables à la production en graines. Cela est très net dans les types américains, dont l'indice foliaire est excessif sous nos climats. Les sojas originaires d'Europe Centrale paraissent moins conditionnés dans ce sens et pourraient à ce titre fournir des géniteurs intéressants en croisement avec les précédents.

Finalement l'étroite correspondance entre la durée de la phase initiale levée-formation des gousses et la durée totale du cycle aboutit à retrouver une liaison rendement/précocité à l'avantage des types intermédiaires. A la latitude de Toulouse, le degré de précocité le plus favorable à l'expression d'une productivité optimale en culture principale correspond à la fin du groupe I. C'est là qu'on trouve les variétés les plus performantes, ici celles qui proviennent de l'Université de Saint-Paul, Minnesota. Bien entendu, le degré d'amélioration génétique intervient comme en témoigne la dispersion des points autour de la parabole caractéristique (fig. 10 et 12). Dans un programme de sélection destiné au Sud-Ouest de la France, c'est dans cette zone de précocité qu'il faudra retenir les meilleurs génotypes. Elle correspond à une durée LG de 1 300 à 1 500 HU. Certes cela aurait abouti à éliminer « Kingsoy » dont la productivité est remarquable en regard de son rythme de développement un peu aberrant. Mais en termes de probabilités, donc d'efficacité maximale d'un programme de sélection, c'est cette stratégie que l'on peut préconiser.

Reçu pour publication en avril 1978.

Summary

Phase development and yielding capacity in soybean varieties

Soybean varieties of group O to II can be grown in France with success, although the climatic complex slightly differs here from the conditions prevailing in the U.S.A. Middle-West.

An experiment was conducted near Toulouse (43° N latitude) to contribute a better knowledge on climatic adaptation of Soybean in France, and especially to understand how earliness and yield respond to the combined effect of temperature and photoperiodism, when water supply is not limiting. Thirty performing cultivars of the above mentioned maturity range, partly originated from North America, partly from Central Europe, were sown in open field conditions at different dates, and grown in classical yield testing designs. Beside seed yield, date of the successive development stages was recorded in every plot, namely: begining flowering, pod formation, seed formation and physiological maturity. The corresponding time intervals were further converted into " heat units " (Brown and Chapman, 1972) in order to discriminate temperature and day length effects. Regressions were then calculated from the various phase durations plotted against total development duration, and seed yield plotted against duration of the various phases. In the latter case a secund degree relationship was found to better fit the data.

The main conclusions of the analysis were as follows:

When sowing date was delayed, the total development duration was more and more dependent upon duration of the period going from pod formation to complete maturity. This decreased, due to day lengh shortening. As it corresponds to pod filling period, the yield was consequently depressed. The more photoperiod susceptible cultivars exhibited a loss of productivity even before that maturity delay points out to their inadaptation.

In contrast, for sowing done at the proper period, duration from sowing to pod formation was tightly linked to the total development duration and appeared to be a good prediction for it, especially with U.S.A. cultivars. It also influenced the yielding capacity, which was maximum for intermediate values of this period. Now it roughly corresponds to building-up the leaf system. When its duration is too short, it entails a reduced assimilation surface; when it is too long, excessive foliage transpiration and light interception in the canopy become prejudicial to the yield. Thus was confirmed an observation often reported on U.S.A. soybean cultivars grown in France, i-e very high leaf area index (LAI) values: up to 12 or 13.

Finally, consequences of the previous analysis were drawn in terms of Soybean breeding for the French climatic conditions. It might be favourable to introduce Central Europe types beside American cultivars in cross-breeding programs: they display lesser yielding capacity but physiologically are better adapted to our climate. On the other hand it is advisable to select genotypes with a not too long sowing-pod formation interval, although interesting exceptions might be found, as such was the case of cultivar " S. 1474 ".

Références bibliographiques

BLANCHET R., 1975. Possibilités d'adaptation du Soja en France et perspectives d'avenir. *Bull. techn. Inform. Min. Agric.*, 298, 213-222.

BLANCHET R., GELFI N. et BOSC M., 1977. Relations entre consommation d'eau et production chez divers types variétaux de Soja (*Glycine max* L. Merr.). *Ann. agron.*, **28** (3), 261-275.

BERNARD R. L., 1971. Two major genes for time of flowering and maturity in soybeans. *Crop Sci.*, **11**, 242-244.

BROWN D. M., 1960. Soybean Ecology. I. Development temperature relationships from controlled environment studies. *Agron. J.*, **52** (9), 493-496.

BROWN D. M. et CHAPMAN L. J., 1961. Soybean ecology. III. Soybean development units for zones and varieties in The Great Lake Region. *Agron. J.*, **53**, 306-308.

BROWN D. M. et CHAPMAN, L. J., 1972. Heat Unit for corn in Southern Ontario. *Min. of Agric. and Food AGDEX* 111-31, 14 p.

BUZZELL R. I., 1971. Inheritance of a soybean flowering response to fluorescent daylength conditions. *Can. J. Genet. Cytol.*, **13**, 703-707.

CRISWELL J. G. et HUME D. J., 1972. Variation in sensitivity to photoperiod among early maturing soybean strains. *Crop Sci.*, **12** (5), 657-660.

CROSS H. Z. et ZUBER M. S., 1972. Predicting of flowering dates in maize based on different methods of estimating thermal units. *Agron. J.*, **64**, 351-355.

FEHR W. R. et CAVINESS C. E., 1977. Stages of soybean development. *Spec. report*, **80**, *Iowa State Univ.*, 11 p.

GARNER W. W. et ALLARD H. A., 1930. Photoperiod response of soybeans in relation to temperature and other environmental factors. *J. agric. Res.*, **41**, 719-735.

GILMORE E. C. et ROGERS J. S., 1958. Heat units as a method of measuring maturity in Corn. *Agron. J.*, **50**, 611-615.

GINOUVES et ROQUES, 1977. Facteurs climatiques et soja. *Étude n° 13. C.T.G.R.E.F. Groupement de Bordeaux Section P.V.*, 57 p.

HARTWIG E. E., 1973. Varietal development. In « *Soybeans, improvement, production and uses* ». B. E. Caldwell ed. Ann. Soc. Agron. Inc. Pub, 187-210.

JOHNSON H. W., BORTHWICK H. A. et LEFFEL R. C., 1960. Effects of photoperiod and time of planting on rates of development of the Soybean in various stages of the life cycle. *Bot. Gaz*, **122**, 77-95.

LAWN R. J. et BYTH DE, 1974. Response of soya beans to planting date in South Easten Queensland. II. Vegetative and reproductive development. *Aust. J. agric. Res.*, **25**, 723-757.

MAJOR D. N., JOHNSON D. R., TANNER J. W. et ANDERSON L. C., 1975. Effect of daylength. and temperature on soybean development. *Crop Sci.*, **15**, 174-179.

PASCALE A. J. et ESCALES A., 1971. Requirementes bioclimaticos de las grupos de cultivares de Soja. I. Subperiodo siemba-floracion. *Rev. Fac. agron. veter. Buenos Aires*, **19** (1-2), 15-24.

PLANCHON C. et VIGNES D., 1978. Étude de la transpiration stomatique de deux variétés de soja (*Glycine max* L.); conséquences relatives à la création de types à exigences en eau réduites *Ann. Amerior. Plantes*, **28** (2), 149-155.

POLSON D. E., 1972. Day neutrality in soybeans. *Crop Sci.*, **12**, 773-776.

Ann. Amélior. Plantes, 1978, **28** (4), 371-394.

Méthodes d'évaluation de la résistance des céréales au développement des nématodes : *Ditylenchus dipsaci*, *Heterodera avenae* et *Pratylenchus* spp.

R. RIVOAL*, Françoise PERSON*, G. CAUBEL* et C. SCOTTO LA MASSESE**

* *Laboratoire de Recherches de la Chaire de Zoologie, Centre de Recherches de Rennes, I.N.R.A., 65, rue de St-Brieuc, 35042 Rennes Cedex.*

** *Station de Recherches sur les Nématodes, Centre de Recherhes d'Antibes, I.N.R.A., 123, boulevard du Cap, 06602 Antibes*

Résumé

La sélection de cultivars résistants au développement des nématodes des céréales, *H. avenae*, *D. dipsaci*, *Pratylenchus* spp., nécessite la mise au point de tests ayant pour but d'évaluer leur multiplication dans les plantes soumises à une infestation. Plusieurs méthodes usuellement appliquées aux différentes phases de la sélection sont décrites et critiquées. De nouvelles, plus fiables et plus faciles d'emploi, sont proposées.

A l'encontre de *D. dipsaci*, les techniques visent à détecter les plantes qui ne présentent pas de symptômes de gonflement caractéristiques et qui s'opposent en outre à sa multiplication. Différentes solutions sont proposées pour mieux contrôler l'infestation, que ce soit dans les études menées en plein champ ou en conditions de laboratoire.

Pour *H. avenae*, on cherche à caractériser des plantes qui s'opposent au développement des individus femelles. Les méthodes proposées améliorent la production des nématodes ainsi que la précision de leur dénombrement; elles permettent la réalisation d'études précises pour caractériser des résistances intermédiaires et les modes d'hérédité. On a réussi à contrôler au maximum l'influence des conditions de milieu, en réalisant les cultures infestées artificiellement sur milieu inerte, en conditions thermiques régulées.

L'étude de la résistance au genre *Pratylenchus* pose un problème plus complexe car ses nombreuses espèces, encore mal connues, sont impliquées dans les dégâts causés aux céréales. Il n'a pas encore été décelé de véritables sources de résistance. Cette voie de recherche est cependant à développer en raison de la nocivité de ces déprédateurs et de leur large distribution. L'appréciation de la qualité d'hôte des plantes peut être entreprise au champ ainsi qu'en conditions contrôlées qui permettent de mieux maîtriser l'infestation. L'obtention de résultats fiables rend nécessaire la réalisation d'un nombre élevé de répétitions pour compenser l'hétérogénéité de multiplication des nématodes ainsi que l'absence de variétés résistantes de référence.

Les sélectionneurs disposent donc de différentes techniques pour entreprendre et développer la mise au point de variétés résistantes à l'égard des nématodes les plus nuisibles en céréaliculture

Introduction

La lutte contre les principaux nématodes nuisibles aux céréales : *Ditylenchus dipsaci*, *Heterodera avenae* et *Pratylenchus* spp. ne peut actuellement s'envisager que par des procédés culturaux, car les traitements chimiques sont trop onéreux, Il faut établir des successions de cultures qui réduisent, puis maintiennent les populations de ces parasites au-dessous de leur niveau de nuisibilité. Cette méthode, qui conduit à réduire la fréquence des cultures de céréales ou mieux de les proscrire dans les foyers les plus infestés est souvent, de ce fait, difficile à appliquer pour des raisons économiques évidentes.

Cet inconvénient pourrait être atténué si on disposait de bonnes variétés de céréales résistantes à ces déprédateurs (Cook, 1974; Hayes et Cotten, 1971). Dans le cas d'*H. avenae*, cette résistance est le fait de plantes qui, quoique aussi infestées que les bons hôtes dits « sensibles », ne permettent pas le développement complet des femelles des nématodes (Cotten, 1969), dont les populations résiduelles dans le sol diminuent alors appréciablement (Kort, 1972). La résistance à l'égard de *D. dipsaci* se traduit par une mauvaise multiplication du déprédateur et par l'absence des symptômes caractéristiques, représentés par un gonflement et une distorsion de la base des tiges (Goodey, 1937; Blake, 1962).

Dans ces deux cas, on a repéré depuis longtemps de tels génotypes (Nilsson-Ehle, 1920; Andersen, 1959; Griffiths *et al.*, 1957) qui, améliorés sur le plan agronomique, ont abouti à des variétés utilisables dans la pratique. Vis-à-vis de *D. dipsaci*, il s'agit des avoines « Anita », « Peniarth », « Maris Quest ». Par ailleurs les variétés d'orge « Sabarlis », « Vogue ». « Zita » et d'avoine « Nelson » présentent une remarquable efficacité à l'encontre d'*H. avenae*.

Cependant, la culture de telles variétés ne peut souvent pas être généralisée à cause d'un manque d'adaptation à toutes les zones de culture et surtout en raison de la variabilité d'agressivité présentée par certains parasites tels qu'*H. avenae* (Rivoal, 1977). C'est ainsi qu'en France, « Sabarlis » multiplie la race Fr 1 et « Vogue » les races Fr 2 et Fr 4. Ceci oblige à créer, soit à l'échelle d'un pays ou mieux au niveau de larges zones, des variétés adaptées à la fois aux diverses conditions climatiques et à l'agressivité des nématodes.

Pour permettre aux sélectionneurs d'entreprendre ou de développer de tels travaux, nous proposons ici plusieurs techniques fiables de jugement de la résistance. Celles-ci, dans le cas de *D. dipsaci* et *H. avenae*, sont utilisables aussi bien pour la recherche de sources de résistance et l'étude de son hérédité que pour les programmes propres à la sélection et à la certification des variétés. En ce qui concerne les *Pratylenchus* qui, par le nombre d'espèces et leur polyphagie, s'éloignent des deux autres nématodes cités, nous ferons le point sur les travaux réalisés et les connaissances acquises susceptibles de fournir les moyens d'apprécier les aptitudes d'hôte des céréales à leur égard. Pour chacun des nématodes, nous décrirons les méthodes utilisables; puis nous présenterons leurs avantages et inconvénients ainsi que les conditions d'utilisation.

I. — Méthodes d'évaluation de la résistance à *Ditylenchus dipsaci*

L'anguillule des tiges, *D. dipsaci*, cause des dégâts sur Avoine, sur Maïs et plus rarement sur Escourgeon, notamment si la période qui suit le semis est très humide. Dans le sol, le nématode est attiré par le collet des plantes dans lequel il

pénètre à la faveur d'un film d'eau. L'infestation se fait généralement par les juvéniles, au 4e stade, qui s'installent puis se transforment en adultes; ceux-ci se multipliant abondamment dans le parenchyme. Dans une plante-hôte, le nématode provoque la séparation des cellules, la formation de cavités, le gonflement du collet; au contraire, chez les variétés résistantes, il n'y a pas de modifications histologiques apparentes et, en outre, la multiplication du nématode reste réduite.

A. — *Description des méthodes utilisables*

1. — *Test au champ*

Cette méthode, déjà utilisée pour la sélection de plusieurs variétés résistantes, (GRIFFITHS *et al.*, 1957), consiste à cultiver le matériel à tester sur des parcelles infestées naturellement. La culture est réalisée selon des lignes de 1,50 m, à raison de 45 grains au mètre, espacées de 0,20 m. Afin de contrôler l'hétérogénéité de l'infestation du sol, il est important non seulement de choisir les zones les plus contaminées mais aussi d'intercaler quelques lignes d'une variété multiplicatrice du nématode et sensible aux dégâts. Cette variété témoin, « Noire de Moyencourt » par exemple, permet de contrôler l'importance des attaques au cours de la saison; en terrain bien contaminé, infesté par plus d'un individu par gramme de sol avant le semis, il suffit de cultiver le témoin un rang sur quatre. Il est toutefois nécessaire de ménager des répétitions de ce dispositif en fonction des disponibilités en matériel et de la précision recherchée. De plus, il y a intérêt à semer tôt de façon à favoriser la pénétration des nématodes dans la jeune plantule; un arrosage complémentaire peut également être effectué si nécessaire. Pour un semis de la mi-mars, les premiers signes nets d'attaque apparaissent début mai, au stade 3 feuilles.

Ces tests, se rapprochant des conditions agronomiques, sont simples à mettre en place; malheureusement la réussite de l'infestation reste aléatoire. En effet, les facteurs climatiques interviennent de manière primordiale sur les attaques puisque *D. dipsaci* a besoin d'une forte humidité dans la couche superficielle du sol pour infester les jeunes plantules. Dans l'Ouest, les conditions climatiques sont généralement favorables; toutefois, en 1976, elles n'ont pas été satisfaisantes à cause d'un déficit hydrique très marqué. C'est pourquoi il faut tenir compte de la variation, observée chez les variétés témoin, du pourcentage de plantes gonflées et des effectifs de nématodes dans les plantes (tabl. 1).

Ces méthodes de plein champ permettent de réaliser un premier tri susceptible de mettre en évidence des sources de résistance (CLAMOT, 1972; PERRET, 1971). Elles conviennent également pour tester une grande quantité de plantes, des lignées en disjonction par exemple.

2. — *Test en conditions artificielles*

L'infestation de chaque plante peut être améliorée en apportant l'inoculum au niveau du sol ou en injectant directement les nématodes dans les tissus de plantules.

2.1. — *Contamination par le sol*

Cet apport d'inoculum est réalisé soit en utilisant un sol naturellement infesté qui est réparti dans des pots après homogénéisation; soit en arrosant, avec une sus-

TABLEAU I

Abondance de Ditylenchus dipsaci *rencontrés dans divers cultivars d'Avoine. Pour chaque cultivar, les distributions des fréquences des individus actifs (œufs exclus) sont exprimées en pourcentage selon différentes classes d'abondance. Ces résultats sont obtenus sur 30 à 50 plantes par variété, cultivées dans un sol naturellement infesté.*

Cultivars	Dates d'analyse	Plantes gonflées (%)	Nématodes						
			Répartition par classes d'abondance					Effectif moyen par plante	Multiplication
			0	1-10	11-100	101-1 000	1 001-10 000		
« Anita »	Juin 1975			18	72	9		45	médiocre
	Juin 1977			10	86	4		35	médiocre
« Noire de Moyencourt » . . .	Juillet 1974	27			20	76	4	360	moyenne
	Juin 1975	20			6	82	12	5 820	bonne
	Juin 1976	0							
	Juin 1977	50			10	32	58	4 710	bonne
« Noire de Moyencourt » . . .		57			6	19	75	2 540	bonne
« Nelson »		32				25		1 560	bonne
« Manod » × 187-12		0			11	78	11	580	moyenne
« Manod »	Juin 1977	7			28	70		270	moyenne
« Bonham » × « Ariane 763-1 »		0		47	37	16		95	médiocre
« Anita »		3		24	64	12		50	médiocre
« Rouge d'Algérie » × « Ariane »		0	3	32	57	8		35	médiocre

pension connue de *D. dipsaci*, un mélange terreux stérilisé. Le semis des plantes est effectué à raison d'un caryopse par pot. Un arrosage fréquent est prodigué pour assurer une bonne pénétration du nématode. L'observation des symptômes est facilitée par l'individualisation des plantes.

2.2. — *Inoculation artificielle de plantules*

Minutieusement décrite par SEINHORST (1952), SPEED (1965) et CLAMOT (1972), cette méthode consiste à introduire à l'intérieur du coléoptile une quantité standard d'inoculum. Les plantules élevées sur un milieu nutritif peuvent être repiquées ultérieurement. La technique est délicate car elle exige l'injection de gouttes de l'ordre de 2 µl dans les tissus; cependant, elle permet d'une part de mieux contrôler la quantité d'inoculum apporté et d'autre part de faire pénétrer simultanément tous les nématodes dans la plante. Toutefois, il est difficile de contrôler, avec précision, le nombre des individus qui s'y installent et s'y multiplient.

Cette technique est fastidieuse et doit être réservée à des études fines telles que la détermination du mode d'hérédité de la résistance. La production et le maintien de l'inoculum sont facilement assurés comme dans le cas des travaux menés sur Luzerne (CAUBEL, 1978). En outre, il est possible de contrôler le croisement entre nématodes en inoculant ceux-ci, par couples, après incision du collet. Cette technique peut être adoptée pour étudier les mécanismes de la résistance au niveau tissulaire et cellulaire.

B. — *Critères d'évaluation de la résistance*

Plusieurs aspects doivent être considérés : la réaction du végétal, la multiplication du nématode, enfin les relations entre ces deux critères.

La réaction normale de l'Avoine à la pénétration se traduit par le gonflement des tissus du collet. CLAMOT (1972) définit une échelle de notation du gonflement selon son intensité et affecte à chaque variété un « indice de dilatation ». Ce type de notation, très rapide, donne des résultats fidèles, assez précis et souvent suffisants pour certaines études de sélection. La valeur de cet indice permet de discriminer les variétés entre elles. En plein champ, on peut se contenter de noter le pourcentage de plantes présentant nettement ce symptôme; dans nos régions de climat océanique tempéré, la période propice de notations pour un semis de la mi-mars se situe alors vers le 15 juin. En pots, les niveaux élevés d'inoculum accentuent les réactions et entraînent parfois une mortalité accrue des plantes sensibles.

L'importance de la multiplication du nématode constitue un critère également très discriminant. Il doit être retenu car la culture de variétés bonnes multiplicatrices, même si elles ne subissent pas de graves dommages (variétés tolérantes), accroissent les populations du sol qui constitueront le potentiel infectieux pour les cultures ultérieures. Après un délai de 90 jours de culture, il est possible à la fois d'estimer les populations contenues dans les plantes et de conserver si nécessaire les épis formés. Pour une même variété, la variation des effectifs rencontrés dans les plantes est importante dans les tests réalisés au champ mais n'altère pas le classement des variétés en groupes distincts selon que la multiplication y est médiocre, moyenne ou bonne (tabl. 1).

Il importe de connaître la relation pouvant exister entre les symptômes extériorisés par les plantes et l'importance des effectifs du nématode. Le cas de l'Avoine semble moins favorable que celui des légumineuses fourragères pour lesquelles la

sélection peut être basée uniquement sur les symptômes extériorisés quelques semaines après l'inoculation des plantules (CAUBEL, 1978). En effet, si les avoines résistantes ne présentent généralement pas de gonflement du collet et si les effectifs de nématodes y restent limités (tabl. 1), il arrive que dans les variétés sensibles quelques individus seulement induisent un gonflement assez marqué. A l'opposé, des plantes d'apparence saine contiennent parfois de nombreux nématodes (tabl. 2) et de plus, il existe des variétés ayant un comportement intermé-

TABLEAU 2

Abondance de Ditylenchus dipsaci *rencontrés dans des plantes d'avoine de la variété « Noire de Moyencourt », selon qu'elles présentent ou non un gonflement du collet. Les résultats, exprimés en fréquences selon diverses classes d'abondance du nématode, ont été obtenus dans un essai réalisé en lignes sur sol naturellement infesté*

Types de symptômes	1 à 2 000	2 001 à 4 000	4 001 à 10 000
Gonflement	16	28	56
Apparence saine	88	12	—

diaire (tabl. 1). La réaction de l'hôte semble bien être consécutive à l'installation de *D. dipsaci* et non à sa multiplication. Aussi, si l'indice de dilatation reste intéressant à utiliser, il est préférable de dénombrer les effectifs dans les plantes pour des études sur le déterminisme génétique de la résistance.

Enfin, l'idéal est de sélectionner des plantes non multiplicatrices ne réagissant pas aux attaques; les cultivars où la pénétration du nématode est retardée et réduite n'étant pas encore connus.

II. — Méthodes d'évaluation de la résistance à *Heterodera avenae*

H. avenae, nématode endoracinaire qui est inféodé, en France, à toutes les céréales à paille et au Maïs (RITTER, 1970; RIVOAL, 1975) a la particularité de présenter un dimorphisme sexuel à l'état adulte. Les mâles sont filiformes, longs de 1 mm environ; les femelles sont obèses, en forme de citron, d'environ 0,5 mm de diamètre. Peu après leur mort, la cuticule de ces femelles, normalement blanche, brunit, constituant les kystes ou organes de conservation, qui contiennent plusieurs centaines de larves. Après une période de dormance et en présence de conditions thermiques et hydriques favorables, ces larves éclosent et envahissent le système racinaire des plantes-hôtes.

Les larves contenues dans les kystes représentent le potentiel infectieux du parasite et de leur nombre en activité dépend, en grande partie, la gravité des dégâts occasionnés. Les variétés résistantes limitent ou freinent la multiplication du ravageur; leur culture entraîne ainsi une réduction importante de leurs populations par mortalité naturelle des larves à l'extérieur, voire à l'intérieur des enveloppes maternelles.

A. — *Technique usuelle*

Cette technique décrite par ANDERSEN (1963), KORT *et al.* (1964), COTTEN (1967) et BROWN (1969), est simple. En serre ou en conditions extérieures, les céréales sont cultivées dans un sol naturellement infesté contenu dans des récipients divers : drains en argile cuite, pots ou sacs en matière plastique, tubes en verre. Le nombre de caryopses par récipient varie de 1 à 3 selon l'homogénéité du matériel végétal testé. Le nombre des répétitions est de 3 à 5 par variété éprouvée; 12 à 14 semaines après le semis, à la floraison, les femelles blanches qui s'y sont développées sont dénombrées soit *de visu*, lorsque les parois des récipients de culture sont transparents soit sous le microscope stéréoscopique, après un lavage préalable des racines. Est classée résistante, toute variété qui forme un nombre d'individus inférieur à 5 p. 100 de celui recensé sur une variété hôte prise comme témoin (ANDERSEN et ANDERSEN, 1970). Selon ces auteurs, le recours à cette discrimination quantitative est nécessaire car de faibles multiplications ont été observées sur certaines variétés résistantes d'avoine et d'orge. D'autres auteurs comme BROWN et ELLIS (1976) évaluent en plus les conséquences de l'infestation sur le développement des végétaux en pesant le système racinaire et la plante entière et en dénombrant les arrêts de croissance sur les racines, qui correspondent aux sites de pénétration des nématodes; l'ensemble de ces informations permettant d'établir un indice global d'infestation.

Cette technique permet de différencier facilement et rapidement les plantes résistantes quand de grands écarts séparent les nombres de femelles blanches recensés sur leurs systèmes racinaires et sur ceux des variétés hôtes prises en témoin. Par contre, dans le cas d'utilisation de résistance intermédiaire ou pour l'étude du déterminisme génétique de la résistance, lesquelles nécessitent une classification rigoureuse des végétaux, cette méthode est moins adaptée. Parce que d'une part le dénombrement est imprécis et que d'autre part, les conditions d'élevage des parasites ne sont pas standardisées (COTTEN et HAYES, 1969).

Les critiques suivantes peuvent être adressées à cette méthode : l'observation du système racinaire en place, en particulier dans des récipients transparents, ne donne qu'une estimation approximative des effectifs des parasites formés; de même, si l'on procède à un lavage des racines, un nombre de nématodes, parfois égal ou supérieur aux populations recensées, s'en détachent et ceux-ci sont ainsi perdus. En outre, le comptage des individus 12 à 14 semaines après le semis est fait à une date qui ne tient pas compte de la variabilité d'apparition des adultes, conséquence normale de l'étalement des pénétrations des nématodes dans le végétal (KERRY et JENKINSON, 1976).

L'utilisation de sols naturellement infestés, même bien homogénéisés, ne permet de standardiser ni les conditions de culture des plantes, ni les niveaux d'infestations; or HÅKANSSON et VIDEGÅRD (1965) et ANDERSEN (1961) ont respectivement démontré l'influence du type de sol et du niveau d'infestation sur la multiplication du nématode. En outre les végétaux peuvent subir les attaques d'autres agents pathogènes comme *Ophiobolus graminis*, susceptibles de modifier la qualité d'hôte, de l'Orge en particulier (COOK, 1969).

Enfin, elle oblige à concentrer tous les tests de discrimination durant la phase d'activité du nématode qui diffère d'ailleurs, en France, selon l'origine des races (RIVOAL, 1975; 1978). Pour la mise en place des expérimentations et surtout pour le dénombrement des femelles blanches, il faut donc réunir de gros moyens en main d'œuvre sur une période qui doit être très courte. En vieillissant, les

femelles du parasite se détachent plus facilement du système racinaire; et de plus elles brunissent et peuvent ainsi être confondues avec les individus parentaux.

Cette méthode est utilisable pour des tests rapides de plantes, réalisés plus particulièrement sur les lignées en cours de sélection. Bien qu'elle ait été expérimentée avec succès lors d'études plus précises concernant notamment l'hérédité de la résistance chez l'Orge et l'Avoine (COTTEN et HAYES, 1969; 1972) nous avons tenté d'améliorer sa fiabilité et surtout sa précision en standardisant les conditions de culture et d'infestation des plantes ainsi que les procédés de dénombrement des nématodes.

B. — *Techniques nouvelles*

Nous envisagerons successivement trois méthodes : la première, basée sur l'utilisation du sol naturellement infesté, dérive directement de la technique présentée précédemment; nous en avons changé uniquement la phase d'extraction des nématodes. La seconde, sur sol artificiellement infesté, est celle qui a déjà été utilisée pour la caractérisation des races du parasite en France (RIVOAL, 1977). La troisième maîtrise l'influence des facteurs édaphiques puisque les plantes sont cultivées sur milieu gélosé.

1. — *Tests sur sol naturellement infesté*

Les cultures de céréales sont réalisées dans des drains en PVC (HÅKANSSON et VIDEGÅRD, 1965) de 20 cm de long et 5 cm de diamètre ou dans des bouteilles en matière plastique, sans fond et renversées (RIVOAL, 1977). Ces récipients sont remplis, de préférence à la fin de l'automne (mois de novembre), avec du sol naturellement infesté à raison de plus de 10 larves par gramme de sol, provenant soit directement du champ, soit des parcelles de multiplication réservées à cet effet. Cette terre est tamisée pour éliminer les éléments grossiers supérieurs à 1 cm.

En novembre ou décembre pour les variétés de type hiver, en mars pour celles de printemps, on procède au semis de caryopses germés, à raison d'une ou deux plantes par récipient, selon l'homogénéité du matériel végétal. Pour des commodités techniques, nous réalisons pour chaque variété, 4 répétitions dans le cas du contenant « bouteille » et 5 dans celui du drain; ces nombres se sont révélés suffisants pour compenser l'hétérogénéité de multiplication du nématode. Pour permettre une bonne éclosion du parasite, et plus particulièrement lorsque les conditions climatiques le nécessitent, une humidité convenable du sol est entretenue par des arrosages; de même une fumure minérale complète, sous forme liquide, est apportée à plusieurs reprises en cours de culture.

Comme précédemment, le dénombrement *de visu* des femelles blanches est effectué à la floraison; il se fait après un nettoyage préalable des racines et fournit une idée approximative du taux de développement du nématode. Pour des comptages plus précis, l'extraction des parasites est réalisée par la technique associant l'élutriateur de KORT, le mixeur et la centrifugation-flottation (RIVOAL, 1977). Tout le système racinaire est lavé au-dessus de l'élutriateur à la sortie duquel on récupère, sur un tamis de 250 μ de maille, les femelles qui s'en détachent; les autres, encore fixées aux racines, en sont extraites par broyage; les nématodes étant séparés des particules minérales et organiques du sol par centrifugation-flottation dans une solution sucrée de densité = 1,18.

2. — *Tests sur substrats artificiellement infestés*

2.1. — *Culture sur sol*

Comme BROWN et ELLIS (1976), nous réalisons la culture des plantes dans un mélange composé de terre franche, sable et terreau désinfecté à la chaleur sèche pendant 24 h à 80 °C. Ce mélange, placé dans des bouteilles en matière plastique d'1,5 l renversées, est ensuite infesté par un nombre donné de kystes, déterminé de manière à établir une infestation potentielle comprise entre 5 et 10 larves par ml de sol. Vingt à 60 kystes suffisent généralement pour assurer cette infestation. Pour éviter la confusion avec les kystes néoformés, ils sont placés dans un tissu permettant la sortie des larves. Les sachets sont enfoncés à 5 cm dans le contenu de chaque bouteille. Selon la fixité du matériel végétal testé et le but de l'étude, 1 ou 2 caryopses pré-germés sont semés; quatre répétitions par variété sont nécessaires. Les semis sont réalisés aux dates convenables citées précédemment et les mêmes conditions d'humidité et de fumure sont observées. Le dénombrement des kystes est réalisé à la fin du cycle de développement du parasite et de la plante. Leur extraction qui commence à partir du mois de septembre est faite par la technique associant l'élutriateur de KORT, le mixeur ménager et la centrifugation-flottation, dans une solution sucrée de $d = 1{,}23$. Les kystes sont ensuite triés et comptés sous le microscope stéréoscopique.

2.2. — *Culture sur milieu artificiel*

Les céréales sont cultivées sur un milieu gélosé, composé d'eau et d'agar à 2 p. 100, coulé dans des boîtes de Pétri d'un diamètre de 9 cm (MUGNIERY et PERSON, 1976). A raison d'un caryopse par boîte, les semences sont mises à germer à la température de 23 °C. On procède à l'inoculation des nématodes sur les trois premières racines séminales formées, lorsqu'elles ont 1 à 2,5 cm de longueur. Les larves infectieuses sont déposées sur la gélose sous la racine au niveau de la coiffe. En raison des variations dans le potentiel de multiplication des races françaises d'*H. avenae* (PERSON et DOUSSINAULT, 1978), 8 larves par racine sont nécessaires dans le cas de Fr 1 et Fr 2, 16 dans celui de Fr 3 et Fr 4.

Dix plantes par variété testée sont ainsi inoculées. Après 24 h à la température de 20 °C qui, comme le signalent justement DAVIES et FISHER (1976), favorise la pénétration des nématodes, les boîtes sont stockées dans une salle climatisée dotée d'un éclairage d'une photopériode de 16 h et où la température est maintenue entre 13 et 16 °C.

Dans ces conditions, les femelles d'*H. avenae* apparaissent après un délai de 35 à 40 jours; mais, pour plus de précautions, on ne procède au dénombrement des femelles blanches gravides que deux mois après l'inoculation. Les individus peuvent être comptés directement sous le microscope stéréoscopique, à travers la couche de gélose. Pour accroître la précision du comptage, il est parfois nécessaire de disséquer le système racinaire pour dissocier les femelles agglutinées dans un même site.

3. — *Avantages et conditions d'utilisation de ces différentes techniques*

Nous n'avons pas jugé nécessaire de comparer les techniques entre elles par des expérimentations spécifiques car ces méthodes ne sont pas basées sur les mêmes conditions de culture et d'infestation des plantes. Cependant, les différences carac-

TABLE

*Développement d'*Heterodera avenae *sur différentes espèces ou variétés de céréales : nomb*

Céréale	Variété ou lignée	Race	naturellement					
			Lecture directe					
			1	2	3	4	5	1
Triticum aestivum . . .	« Hardi »	Fr 3	> 5	> 10	> 5	> 5	> 5	
Aegilops ventricosa . . .	N° 11.		0	0	0	0	0	
Avena sativa.	« Noire de Moyencourt »		> 20	> 20	> 20	> 40	> 10	4
A. sativa	« Nelson ».		1	0	0	0	0	
Ae. squarrosa	N° 33.	Fr 4	1	2	3	1	1	
T. aestivum	« Hardi »	Fr 4	> 10	> 15	> 5	> 20	> 30	
Hordeum vulgare	« Emir ».	Fr 4						7
	« Aramir ».							20
	« Siri »							
Stade du nématode recensé							femel	

térisées entre plantes hôtes et résistantes ainsi que la variabilité des données entre répétitions permettent d'apprécier le degré de précision et la fiabilité des méthodes proposées.

La technique associant l'élutriateur de KORT, le broyage des racines et la centrifugation fait récupérer un nombre de nématodes au moins 4 fois supérieur à celui estimé visuellement (tabl. 3). Cette technique utilisable pour des sols infestés, aussi bien naturellement qu'artificiellement, accroît la précision du dénombrement et permet d'appliquer avec plus de rigueur le critère discriminant du 5 p. 100. En outre, on peut mieux mesurer les différences dans le comportement des plantes, consécutives, soit à une hétérogénéité de la population végétale, soit à une mauvaise standardisation des conditions de pénétration et de développement des parasites.

Les tests sur mélange terreux artificiellement infesté assurent une remarquable efficacité d'élevage puisque des taux de multiplication élevés, parfois même supérieurs à 50, sont enregistrés sur d'excellents hôtes tels les avoines « Noire de Moyencourt » et « Prieuré », le blé « Hardi » (tabl. 3 et 4). Ils permettent d'apprécier la résistance présentée par l'orge « Siri », l'avoine « Nelson » et *Aegilops ventricosa* n° 11 de même que des résistances intermédiaires, chez « Landhafer » et « Rouge d'Algé-

femelles blanches gravides ou de kystes dénombrés ou estimés sur chaque système racinaire

Sol infesté											
ains ou bouteilles)					artificiellement (bouteilles)						Année
Extraction par centrifugation-flottation											
1	2	3	4	moy.	1	2	3	4	moy.	Taux de multiplication	
—	25	41	22	29	475	1 092	1 359	1 078	1,001	50,05	
0	0	0	0	0	0	0	0	1	0,25	0,01	1976
40	136	57	305	135	646	1 582	827	885	985	49,25	
1	0	0	0	0,25	0	0	0	1	0,25	0,01	
					125	40	100	470	184	9,20	1976 1977
					479	690	444	494	527	26,35	1976
78	64	27	68	59	227	340	212	460	310	15,50	1975
208	112	190	90	150	232	318	110	466	282	14,10	1975-77
0	0	1	0	0,25	0	0	0	0	0	0	1977
anche					kyste						

rie » ainsi que chez *Aegilops squarrosa* n° 33; celle-ci ayant été d'ailleurs surestimée au cours du dénombrement réalisé sans l'extraction des nématodes.

L'utilisation de cette méthode a révélé une certaine variation de la qualité d'hôte du matériel végétal (Rivoal, 1977) qui s'observe entre variétés, entre années de culture pour le même cultivar et même entre individus d'une même variété. Enfin, cette technique a permis de déceler des différences dans le potentiel de reproduction du parasite, selon la race utilisée (tabl. 4). Cette hétérogénéité dont nous ignorons les causes, n'a cependant pas de très grandes conséquences pour l'analyse des résultats car la multiplication des nématodes est toujours assez forte pour permettre l'application du critère du 5 p. 100. Il en est cependant autrement pour les données obtenues par la méthode utilisant le sol naturellement infesté où le développement du parasite est plus faible, vraisemblablement sous estimé par la méthode de dénombrement utilisée.

Le rendement élevé de tels élevages est probablement dû à la réunion de plusieurs facteurs favorables : la mise en place de potentiels infectieux adéquats et la présence de bonnes conditions pour l'éclosion et la pénétration des larves. Au fait également que l'extraction des kystes, réalisée à la fin du cycle de dévelop-

TABLE

*Développement d'*Heterodera avenae *sur différentes plantes cultivées en sol artificiellement infes*

Races		Fr 4 (Nuisement)			Fr
Céréale	Variété	(1)	(2)	Taux de multiplication	(1)
Triticum aestivum	« Hardi »	687 186 527 261	(497-1 190) (122- 343) (444- 690) (11- 507)	13,74 6,20 26,35 13,05	405 1 001 434
	63.1.7.15.12. issu de « Loros »	0,5 0	(0- 2)	0,01	0,25
	V.P.M. 1.1.1.2. R_4	81	(48- 98)	1,62	
Aegilops ventricosa	N° 11	0 0			0 0,25
Avena sativa	« Noire de Moyencourt »	228 587 531	(146- 381) (167-1 065) (395- 836)	7,60 29,33 26,55	850 599 1 115
	« Prieuré »	65 777 469	(44 - 91) (669- 875) (417- 518)	2,17 38,85 23,44	637 797 1 077
	« Bonham × « Ariane » 761.8	174 278	(41- 243) (175- 365)	8,70 13,90	
	« Landhafer »	10 6	(8- 13) (3- 12)	0,49 0,30	8 9
	« Rouge d'Algérie »	71 48	(6- 138) (35- 59)	3,54 2,40	16 62
	« Nelson »	0,25 0,5	(0- 1) (0- 1)	0,01 0,03	0,25 0
Potentiel infectieux * : kystes par bouteille ** : larves par ml de sol		50 30* (4**) 20 (6) 20 (5)			

pement du parasite, assure la récupération de la quasi totalité des individus formés.

Ainsi, il devrait être possible de mettre en évidence différents niveaux de résistance qui pourraient être les suivants :

— résistance « *sensu stricto* » : O kyste;

— haute résistance : nombre de kystes < 1 p. 100 du témoin hôte;

— résistance : nombre de kystes < 5 p. 100 du témoin hôte;

— et différentes catégories intermédiaires s'intercalant jusqu'au niveau des témoins hôtes.

Cette méthode offre en outre la possibilité de pouvoir récupérer :

— d'une part la semence produite par la plante testée qui peut être réutilisée pour des programmes de sélection ou des études de génétique plus approfondies;

ectifs moyens (1) *et extrêmes* (2) *de kystes pleins recensés sur le système racinaire des plantes*

rgentan)		Fr 2 (Vivonne)			Année du test	Qualité des plantes
(2)	Taux de multiplication	(1)	(2)	Taux de multiplication		
		807	(705- 948)	40,35	1974	
(250- 543)	6,75	486	(251- 679)	16,20	1975	
(475-1 359)	50,05				1976	Hôte
(52- 612)	21,70	1 031	(290-1 334)	51,55	1977	
		0,25	(0- 1)	0,01	1974	Résistance
(0- 1)	0,01	0,25	(0- 1)	0,01	1975	
		84	(0-198)	4,2	1974	Résistance intermédiaire
		0			1974	Résistance
(0- 1)	0,01				1976	
(577-1 085)	14,17	53	(20- 99)	1,77	1975	
(346- 744)	29,95				1976	
1 015-1 240)	55,76	178	(85- 328)	8,90	1977	
(287-1 062)	10,62	307	(147- 517)	10,23	1975	Hôte
(737- 886)	39,85				1976	
(908-1 243)	53,85	1 189	(699-1 531)	59,45	1977	
					1976	
					1977	
(3- 12)	0,40				1976	
(7- 10)	0,45	0			1977	Résistance intermédiaire
(0- 43)	0,80				1976	
(27- 124)	3,10	20	(2- 57)	1,0	1977	
(0- 1)	0,01				1976	Résistance
		0			1977	
			20		1974	
60 (4)			30 (5)		1975	
20 (5)					1976	
20 (6)			20 (7)		1977	

— d'autre part, les nématodes formés sur les plantes résistantes pour savoir s'ils représentent uniquement des individus qui ont réussi à passer outre la barrière physiologique du végétal ou s'ils résultent d'une mutation.

Si cette technique ne présente aucune difficulté d'utilisation, elle est par contre fastidieuse dans sa phase finale d'extraction et de dénombrement des nématodes. A titre d'exemple, il faut environ 1 heure pour trier et compter 500 kystes, ce qui limite ses possibilités d'utilisation. Précise et relativement fiable, cette technique doit être réservée pour des expérimentations comportant un nombre limité d'analyses.

Lorsque l'étude porte sur un grand nombre de plantes, la méthode est avantageusement remplacée par la technique utilisant le milieu artificiel de culture (tabl. 5).

TABLEAU 5

*Développement d'*Heterodera avenae *sur diverses variétés ou lignées de céréales cultivées en conditions artificielles: nombres de femelles formées par plante et qualité du végétal:* **R** *= résistant,* **S** *= hôte*

Race		Fr_1			Fr_2			Fr_3			Fr_4		
Potentiel infectieux (larves/plante)		24 (3 × 8)						48 (3 × 16)					
Développement du Nématode		(1)	(2)	H	(1)	(2)	H	(1)	(2)	H	(1)	(2)	H
Triticum aestivum	« Hardi ».	5,7 (**S**)	(2-13)	H = 11,8*	4,5 (**S**)	(1-8)	H = 0,05	3,2 (**S**)	(1-10)	H = 17,7*	5,8 (**S**)	(2-11)	H = 2,69
	V.P.M. 1.1.1.2 R_4 . . .	3,25 (**S**)	(1-6)		4,0 (**S**)	(2-7)		3,4 (**S**)	(1-5)		3,9 (**S**)	(1-11)	
	« Capitole ».	5,55 (**S**)	(3-9)	H = 5,1*	6,7 (**S**)	(3-10)	H = 4,89*	3,5 (**S**)	(1-7)	H = 0,47*	5,2 (**S**)	(1-11)	H = 2,19
	63.1.7.15.12 issu de Loros	0,3 (**R**)	(0-2)		0 (**R**)			0 (**R**)			0 (**R**)		
	Aus. 10894	0 (**R**)			0 (**R**)			—			0 (**R**)		
Hordeum vulgare	P 31.322.1	3,5 (**S**)	(1-7)		0 (**R**)			—			0,44 (**R**)	(0-2)	

(1) Nombre moyen de femelles formées sur 8 à 10 répétitions.
(2) Nombres extrêmes.
H : Test non paramétrique KRUSKALL-WALLIS réalisé sur les variétés sensibles. H* : différence significative au seuil 5 p. 100.

Même si entre les 10 plantes d'une même variété on constate à nouveau une fluctuation importante du caractère hôte, les variétés multiplicatrices se démarquent fortement des variétés résistantes; les différences pouvant être en outre statistiquement testées. Les résultats obtenus par cette méthode correspondent à ceux de tests réalisés en sol naturellement ou artificiellement infesté. Elle permet de caractériser des résistances aussi bien totales, présentées par exemple par « Australian 10894 » ou par 63/1.7.15.12 issu de « Loros », qu'intermédiaires (« VPM 111 2R4 ») déjà notée à la suite de tests préalables en conditions moins standardisées (tabl. 4). Elle assure en outre la différenciation des races Fr 1 et Fr 2 par l'intermédiaire de P 31 322 1 qui s'était déjà révélé discriminant lors de la caractérisation physiologique (Rivoal, 1977).

Par cette méthode, on peut considérer qu'une variété est « hôte » si l'on décèle au moins une femelle sur chacune des 10 plantes testées. Comme dans le cas des deux autres méthodes citées, les plantes de la variété résistante de Blé issue de « Loros » portent au plus 2 femelles sur l'ensemble des plantes testées, lesquelles entrent dans le nombre toléré, calculé par l'application de la règle de 1 ou 5 p. 100. Il est intéressant de constater que, même cultivées dans des conditions tout à fait artificielles et infestées par un nombre réduit de nématodes, les plantes présentent un comportement identique à celui observé en culture.

Cette méthode, la plus standardisée des techniques présentées, est en outre aisément mise en œuvre. Elle élimine toute influence du sol, du climat, et toute hétérogénéité de l'infestation par les nématodes à condition toutefois que la racine adhère parfaitement à la gélose de manière à favoriser la pénétration des larves; il est en outre nécessaire que ces dernières soient nouvellement écloses (Davies et Fisher, 1976). Enfin, elle peut être appliquée à tout moment de l'année puisque, grâce à des travaux complémentaires sur les conditions thermiques de levée de dormance du parasite (Rivoal, non publié), on peut actuellement disposer à volonté de larves actives d'*H. avenae*.

III. – Méthodes d'appréciation du caractère hôte des céréales à l'égard des *Pratylenchus*

Les méthodes susceptibles de fournir des indications sur le caractère hôte des plantes vis-à-vis des *Pratylenchus* diffèrent de celles qui viennent d'être évoquées ci-dessus pour *D. dipsaci* et *H. avenae* en raison même des caractéristiques particulières des espèces de ce genre. Il est donc utile de fournir quelques indications sur ces particularités.

A. — *Caractères particuliers des* Pratylenchus *nuisibles aux céréales*

Sept espèces au moins de *Pratylenchus* parasitent les céréales en France. Ce sont par ordre d'importance décroissante : *P. crenatus, P. penetrans, P. fallax, P. neglectus, P. thornei, Pratylenchus* n.sp. et *P. pinguicaudatus* (Scotto la Massese, 1974; 1977). Elles ont un spectre d'hôtes étendu parfois à plusieurs centaines de plantes spontanées ou cultivées, dont les graminées ne représentent qu'un faible pourcentage. Beaucoup moins étudiées que les deux autres nématodes précités, elles sont en outre difficiles à identifier et, de plus, on ignore encore presque tout de leur variabilité intraspécifique.

Souvent plusieurs espèces de ce genre coexistent dans une parcelle et parfois dans une même plante. L'agressivité relative de chacune d'elles est fonction de la nature de l'hôte, mais aussi des caractéristiques agropédologique du sol, des conditions climatiques de la région et de l'année ainsi que des méthodes culturales (CORBETT et WEBB, 1970). Ces nématodes sont en outre souvent associés à d'autres organismes phytopathogènes qui limitent ou parfois stimulent leur multiplication (SCOTTO LA MASSESE, 1972).

Aucune source de résistance aux *Pratylenchus* n'est connue et exploitée en céréaliculture, à l'exception du Seigle qui ne permet pas la multiplication de *P. neglectus* (HEIDE, 1975) mais qui est cependant excellent hôte pour d'autres espèces du même genre. La solution par cette voie paraît donc hypothétique, surtout si l'on tient compte du fait que les gènes jusqu'ici exploités pour limiter le développement des autres nématodes dans les végétaux n'apportent le plus souvent de solution que pour une espèce et parfois même pour seulement certaines races de cette espèce. Toutefois de grands progrès seraient obtenus dans la lutte contre les nématodes des céréales si l'on disposait de gènes de résistance à une seule ou mieux aux deux espèces les plus nuisibles et les plus répandues en France, *P. crenatus* et *P. penetrans*.

B. — *Description des tests*

La mise en place des tests suppose acquises un certain nombre de notions, en particulier :

— l'identification précise de la ou des espèces en cause notamment pour les tests de plein champ;

— la connaissance de la durée du cycle qui peut varier selon l'hôte, le milieu de culture, les caractéristiques climatiques, afin de définir la durée et les conditions dans lesquelles seront conduits les tests, et de pondérer les chiffres obtenus en plein champ;

— un choix de critères d'appréciation de la multiplication du parasite. Les différentes espèces passent tout, ou seulement une partie de leur cycle, à l'intérieur des tissus de l'hôte, aussi convient-il parfois d'associer les effectifs endo- et exoracinaires.

A l'imprécision des connaissances biologiques indispensables à une bonne exploitation des tests, il convient d'ajouter l'absence d'élevages de masse pour un certain nombre d'espèces concernées, qui allègeraient considérablement les travaux de préparation des inoculats et permettraient une plus grande standardisation des techniques. D'importants retards limitent donc l'exécution et la fiabilité des tests d'hôtes à l'égard de *Pratylenchus*. On ne sera donc pas surpris de voir la lourdeur des techniques mises en œuvre par rapport à celles qui ont été décrites pour *D. dipsaci* et *H. avenae*.

1. — *Tests de plein champ*

Le choix de la parcelle dépend de la nématofaune présente. Celle-ci doit être constituée si possible d'une seule espèce de *Pratylenchus* et dépourvue d'autres genres endoparasites. La distribution spatiale de ces derniers est plus aisément estimée sur la culture précédente en place qui, pour cette raison, doit nécessairement être une céréale hôte. L'expérience montre qu'aucune parcelle n'est uni-

formément contaminée, aussi doit-on repérer les foyers sur lesquels on installera un ou plusieurs blocs.

Le semis en bandes alternées de 3 lignes de chacun des cultivars est réalisé perpendiculairement au grand axe des foyers circonscrits sur l'emblavure précédente. Chaque bloc peut sans inconvénient majeur être séparé des autres si les zones infestées sont trop réduites pour porter l'ensemble des 5 répétitions indispensables à l'interprétation. Quelles que soient les précautions prises pour uniformiser l'inoculum initial, le niveau des populations décroît assez sensiblement lorsqu'on s'éloigne des foyers; or ceux-ci occupant une aire limitée, d'importants écarts sont enregistrés selon la situation des blocs. On en limite l'importance en réduisant au maximum la taille de ces derniers et en augmentant le nombre.

L'interprétation des tests de plein champ est toujours délicate et le plus souvent, il est difficile de déceler des différences variétales de faible amplitude; mais elle apporte de nombreuses indications sur les aptitudes d'hôtes ainsi que sur l'écologie des espèces présentes.

2. — *Tests en serre*

Ils sont réalisés en pots ou en bouteilles renversées de 1,5 l de sol naturellement ou artificiellement infesté. Il est parfois utile de confronter les deux types d'infestation afin de mettre en évidence le rôle joué par d'autres organismes coexistant dans le sol en place. Les inoculations du sol, préalablement débarrassé de sa nématofaune par un traitement à 70 °C durant 2 h, sont réalisées soit à l'aide de racines obtenues d'un élevage monospécifique sur la céréale, soit encore de cultures sur cals de luzerne.

L'infestation artificielle permet d'adapter le sol en fonction de l'espèce de *Pratylenchus* éprouvée. Ainsi une terre légère et à pH bas favorise *P. crenatus*, *P. penetrans* et *P. fallax*; plus lourde elle convient mieux à la multiplication de *P. pinguicaudatus*, *P. thornei* et *P. neglectus*.

La température de la serre est maintenue autour de 15 °C pour les premières espèces et peut être portée à 20 °C pour les deux dernières. Chaque pot porte de 6 à 9 plantules pour limiter la compétition et permettre au maximum d'individus de se développer. Parfois des essais plus élaborés sont réalisés dans des pots plus petits où un seul caryopse est semé.

3. — *Conditions de réalisation*

Un inoculum de 1 à 3 larves ou femelles par gramme de sol constitue une contamination initiale naturelle suffisante. L'infestation artificielle d'un substrat exige des effectifs du même ordre si l'inoculation est apportée sous forme de radicelles contaminées, mais 2 fois plus abondante si les nématodes sont introduits en suspension aqueuse. On est parfois conduit à faire des inoculations plurispécifiques pour limiter la multiplication des tests de routine ou étudier les compétitions interspécifiques.

En l'absence de toute variété résistante, les témoins peuvent être choisis pour leur adaptation aux conditions culturales de la région ou de la serre. Dans ce dernier cas, il est préférable de confronter, quand c'est possible, le développement du témoin cultivé en sol infesté et non infesté.

4. — *Estimation de la résistance*

Selon les objectifs poursuivis, l'infestation peut être appréciée, soit quand elle a atteint son niveau maximum (fig. 1), soit encore en fin de récolte : il est alors possible d'estimer ses effets sur les performances de la céréale ou encore, comme dans les cas précédents, d'analyser le comportement de la descendance des plantes qui sont alors analysées individuellement.

En plein champ l'infestation peut être déterminée dès la fin mars pour les céréales d'hiver et début mai pour celles de printemps. En serre on cherche à obtenir deux générations, ce qui, en bonnes conditions, exige 10 semaines pour la plupart des espèces (fig. 1). Les analyses reportées en fin de récolte procurent des

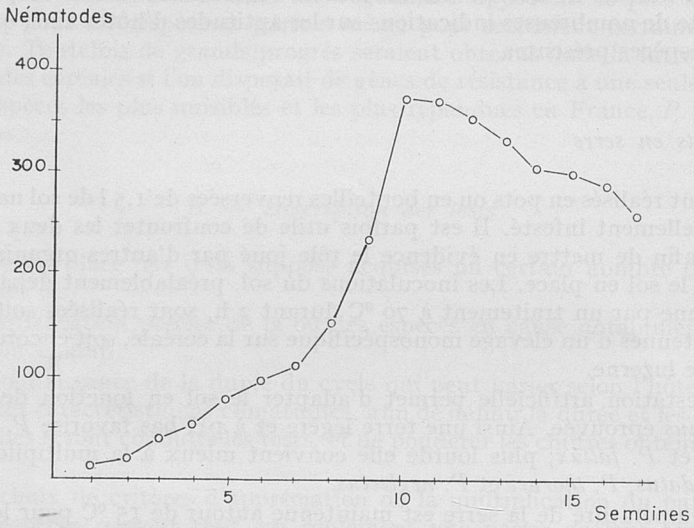


FIG. 1. — *Évolution du nombre des femelles et larves de* Pratylenchus crenatus *endoradiculaires (par gramme de racines) au cours de la végétation de l'orge « Vogue » semée en sol infesté et cultivée en serre.*

résultats plus difficiles à exploiter. En effet, les hôtes les plus sensibles ont une fraction importante de leur système radiculaire nécrosé, envahi par des organismes secondaires, et n'hébergent alors qu'un nombre réduit de nématodes. De plus ces derniers, disposant d'une alimentation perturbée, ont une fécondité réduite.

Le dénombrement des *Pratylenchus* se fait après l'extraction des femelles, des larves et des œufs par ultrabroyage des racines et séparation par centrifugation. Les comptages sous la loupe binoculaire peuvent, sans perte importante d'information, être limités aux femelles; ou encore à l'ensemble des femelles et des larves endoradiculaires. Les tests déjà effectués montrent, en effet, qu'il existe une corrélation entre les nombres de femelles, de larves et d'œufs, mais comme la séparation entre les adultes et les larves exige un examen à un plus fort grossissement, il est plus facile de confondre ces 2 stades. Les chiffres obtenus sont ramenés à 10 g de racines et sont comparés aux témoins.

Le tableau 6 illustre les difficultés d'interprétation résultant d'une part du comportement très voisin à l'égard des *Pratylenchus* des variétés de céréales dont

TABLEAU 6

Multiplication de Pratylenchus *spp. sur différentes variétés d'orge cultivées en serre, à une température comprise entre 12 et 15 °C*

Variétés		Neger			Julia			« X »			Ager		
Critères		m (2)	M (3)	Moy. (1)	m (2)	M (3)	Moy. (1)	m (2)	M (3)	Moy. (1)	m (2)	M (3)	Moy. (1)
Poids de racines en g		2,1	5,1	4,1	0,9	5,3	2,8	1,8	5,0	3,7	1,9	7,5	4,4
Poids de tiges en g		18,6	32,0	23,1	10,0	40,7	25,7	15,5	26,3	21,7	8,8	28,5	19,8
Nombre de tiges		6	9	8	6	9	8	6	10	8	4	9	8
Pratylenchus spp. pour 10 g racines	femelles	390	2 150	1 263	120	3 400	1 273	620	3 650	1 735	360	1 970	810
	larves	1 860	290	692	10	1 830	662	330	2 430	1 020	70	580	292
	mâles	10	30	14	10	70	11	3	60	14	1	10	3
	œufs	440	5 900	2 331	40	4 160	1 384	1 310	14 370	4 642	170	2 990	1 035
	Total	1 400	9 940	4 300	170	9 390	3 330	3 110	19 020	7 411	750	4 710	2 140

(1) Moyenne de 12 répétitions de 9 plantes; (2) Valeurs minimales; (3) Valeurs maximales; « X » : variété non inscrite.

on dispose et, d'autre part, de la grande variation des infestations entre les répétitions. Pour y remédier, on est conduit à multiplier ces dernières et à faire appel aux analyses biométriques non paramétriques. Les résultats révèlent que la lignée d'orge « X » est plus infestée qu' « Ager » mais ne diffère pas de « Julia et de « Neger ». Le poids des racines est étroitement corrélé à celui des tiges et au nombre des femelles et des larves alors que les effectifs de larves et de femelles sont corrélés entre eux et avec ceux des œufs. On peut donc conclure qu'à ce stade de l'infestation, les populations sont d'autant plus importantes que les plantes hôtes sont plus développées.

En fait, il suffit de dénombrer les larves et femelles confondues et d'apprécier le poids des racines pour avoir une idée assez précise de la contamination et de la réponse du végétal; toutefois les conditions de l'essai peuvent privilégier certains des hôtes ou des parasites éprouvés. Ce type de test peut révéler des sources de résistance ou des hôtes médiocres. Il est aussi utilisable pour contrôler les caractéristiques de variétés s'étant révélées intéressantes en champs infestés. Si l'on désire apprécier la nocuité du parasite ou comparer les sensibilités variétales, ce test doit être prolongé jusqu'à la fin du cycle de la culture. Il est ainsi possible d'établir des corrélations entre le niveau de l'infestation et le rendement des variétés afin de déceler des tolérances.

C. — *Intérêt et perspectives d'avenir des tests d'hôtes des* Pratylenchus

L'absence dans les céréales de sources de résistance aux *Pratylenchus* a fait négliger cette voie de recherche. L'intérêt de la poursuivre n'en demeure pas moins grand si l'on considère que beaucoup d'observations antérieures ont été faites sur des populations plurispécifiques et que les tests jusqu'ici utilisés avaient pour objectif de déceler les cultivars n'autorisant aucune multiplication de toutes les espèces inféodées aux emblavures. Avec des ambitions plus modestes visant par exemple à réduire l'inoculum dans les emblavures les plus contaminées, l'espoir de trouver des variétés hôtes médiocres d'une ou de quelques-unes des espèces les plus nuisibles de ce genre ne paraît pas dénué de tout fondement.

IV. — Conclusion

L'impossibilité de faire appel à la lutte chimique trop coûteuse et la difficulté d'intégrer la rotation polyspécifique en céréaliculture rendent indispensables la recherche et la création de variétés résistantes aux principaux nématodes qui causent un préjudice aux céréales. Ces variétés assurent une réduction considérable de l'infestation et autorisent le maintien périodique de cultures hôtes dans un assolement raisonné. Plusieurs méthodes sont proposées aux sélectionneurs pour entreprendre et amplifier les études relatives à la mise au point de tels cultivars à l'encontre des principaux nématodes nuisibles aux cultures céréalières. Le tableau 7 résume les perspectives d'utilisation de ces techniques dont le choix dépend de la précision que l'on veut donner à l'étude envisagée et de l'équipement disponible

Toutefois, certaines précautions doivent être prises pour tirer tout le parti de ces variétés. Il convient avant tout d'identifier avec précision l'espèce (*Pratylenchus*) ou la race (*H. avenae*) à laquelle on se trouve confronté et de vérifier l'ef-

TABLEAU 7

Perspectives et conditions d'utilisation des différentes méthodes destinées au jugement de la résistance des céréales à différents nématodes
(***Dd*** = Ditylenchus dipsaci; ***Ha*** = Heterodera *avenae*; ***Pr*** = Pratylenchus spp.)

Infestation		Naturelle				Artificielle			
						Fragments de racines	Par nématodes isolés ou en suspension aqueuse, issus d'un élevage monospécifique		
Milieux de culture des végétaux		Sol				Sol ou autre substrat stérilisé			Gélose
		Champ		Drains	Bouteilles	Bouteilles ou pots			Boîtes de Pétri
Méthodes de dénombrement ou d'évaluation des symptômes		Visuellement	Extraction	Visuellement	Extraction	Extraction		Visuellement	Visuellement et après extraction
Types d'études	Recherches de sources de résistance	**Dd** (études préliminaires)	**Pr**		**Pr**	**Pr**	**Dd** (inoculat. des plantules) **Pr** (tests monospécifiques) **Ha**		**Ha**
	Hérédité de la résistance						**Ha** **Dd** (inoculat. des plantules) **Pr**		**Ha**
	Tests en cours de sélection	**Dd**		**Ha**		**Pr**			**Ha**
	Certification des semences				**Ha** **Dd** **Pr**	**Pr**	**Ha** **Dd** **Pr**		

ficacité du type de résistance retenu. Par ailleurs, l'usage d'une variété résistante doit être fait avec discernement pour éviter l'apparition et (ou) la multiplication de races agressives comme cela s'est déjà produit pour un nématode à kystes de la pomme de terre. Enfin, les céréaliculteurs doivent tenir compte du fait que ces variétés subissent, en présence d'une infestation élevée, des dégâts importants (ANDERSSON, 1974); aussi convient-il de les placer autant que possible dans un sol faiblement infesté. C'est donc dans une stratégie préventive que doivent s'intégrer les variétés résistantes en agriculture.

D'importants progrès sont encore nécessaires pour mettre à la disposition des utilisateurs une gamme de variétés susceptibles d'intervenir sur les 3 groupes de nématodes, mais il nous paraît indispensable de poursuivre et d'étendre ces recherches. Il ne fait aucun doute en effet que lorsqu'on sera en mesure, par cette voie, de limiter le développement d'*H. avenae* et de *D. dipsaci*, les *Pratylenchus* seront susceptibles de prendre, en l'absence de compétiteurs, une importance plus considérable encore qui justifiera peut-être le recours aux nématicides. La génétique se doit donc d'apporter une solution d'ensemble aux problèmes posés par les nématodes aux cultures de céréales. C'est pour y contribuer que la mise au point des tests de sélection doit être perfectionnée.

Reçu pour publication en avril 1978.

Remerciements

Nous tenons à remercier Mme Françoise DOSBA et MM. G. DOUSSINAULT et L. SAUR (Station d'Amélioration des Plantes I.N.R.A. Le Rheu), pour leur étroite collaboration tout au long de ces études.

Summary

Testing methods to evaluate cereal resistance against Ditylenchus dispaci, Heterodera avenae *and* Pratylenchus spp.

Breeding for resistance to nematodes needs to measure host efficiency and to detect plants which inhibit multiplication of these parasites. Several methods are given to estimate cereal resistance against *Heterodera avenae*, *Ditylenchus dipsaci* and *Pratylenchus spp.* They are described and criticized; new ones are also suggested.

Oats resistant to stem nematode, *D. dipsaci* show generally a lack of swelling symptoms which are easily used to discriminate plants grown in artificially or naturally infested soil. Optimum level of infestation is improved by controlling quality and quantity of the inoculum; the best climatic conditions (temperature and humidity) are also combined to facilitate the invasion of nematodes in germinating plants. The most reliable technique consists of an injection of nematodes directly into the coleoptile, through an artificial mechanic injury. This method allows accurate studies about inheritance of resistance.

For *H. avenae*, the usual technique consists in rearing cereals in naturally infested soil and counting the numbers of white females visible on the surface of the root ball. Resistant varieties bear a total number of newly formed females below 5 p. 100 of the total number observed on a susceptible standard variety. By this simple method, it is not easy to estimate intermediate resistance and to study the mode of inheritance unless it has proved to be of a simple nature. In fact development of cereal - cyst nematodes is influenced directly or indirectly by several factors such as inoculum density and soil texture. Two new methods are presented to reduce the variation of the host response and to improve counting accuracy of the newly formed females; they contribute also to an easier realization of this work.

In the first method, cereals are cultivated in artificially contaminated soil with a known-number of cysts, enclosed in a plastic net. Newly-formed white females or brown cysts are counted respectivly at the time of flowering or at the end of the cereal culture, under stereoscopic microscope after extraction of soil and root ball by the mixer-centrifugal method. The second technique eliminates environmental factors since plants are grown in Petri dishes filled with 2 p. 100 agar in climatic chambers at 15 °C. The plants are infested with 2nd stage larvae which are placed just behind the root tip. Their number depends on the virulence of each race. Just two months after inoculation, white females are counted also under microscope, directly or after a slight dissection of the roots.

The *Pratylenchus* problem is more complex. In France, at least 7 species are involved in poor growing of cereals. They are noxious and widespread; often, they coexist in the same areas or plants. Breeding for resistance is of interest to reduce nuisibility of these nematodes. Resistance to *Pratylenchus* multiplication is unusual in cereals and difficult to evaluate because we don't know very much about their biological characteristics. Some tests, which are not perfect yet, are given to estimate resistance. They can be realised in field or in glasshouse conditions where infestation heterogeneity is better checked by using an inoculum of nematodes suspended in water or by incorporating directly, infested host roots in the soil. Multiplication of *Pratylenchus* is estimated by the counts of endoparasitic populations, when these are optimum, or at the end of the crop. In the field, analysis are made at the end of March for winter varieties and in May for spring ones. In glasshouse experiments, countings set 10 weeks after sowing-time, allowing at least two nematode generations. Numerous replicates compensate for variability of nematode multiplication and lack of high resistant level in plants.

With these different techniques, breeders may start or develop work on resistant varieties which represent a valuable control tool in protecting cereal production from losses due to nematodes. Moreover, it would be interesting to add tolerance to these varieties allowing them to be cultivated in the most infested areas. Practical significance and evaluation of this tolerance need further studies.

Références bibliographiques

ANDERSEN S., 1959. Resistance of barley to various populations of the cereal root eelworm (*Heterodera major*). *Nematologica*, **4**, 91-98.

ANDERSEN S., 1961. Resistens mod havreål, *Heterodera avenae*. *Med. Kgl. Vet. Landb. Højsk. København.*, **68**, 179 pp.

ANDERSEN S., 1963. Resistance to the cereal root eelworm (*Heterodera avenae* WOLL.). Testing methods. *Nematologica*, **9**, 527-530.

ANDERSEN S., ANDERSEN K., 1970. Sources of genes which promote resistance to races of *Heterodera avenae* WOLL. *EPPO. Publ. Ser.*, **54**, 29-36.

ANDERSSON S., 1974. How do we give priority to the improvment of resistance against nematodes? *Växtskyddsnotiser*, **38**, 97-99.

BLAKE C. D., 1962. The etiology of tulip-root disease in susceptible and in resistant varieties of oats infested by the stem nematode *Ditylenchus dipsaci*. II. Histopathology of tulip-root and development of the nematode. *Ann. appl. Biol.*, **50**, 713-722.

BROWN R. H., 1969. The occurence of biotypes of the cereal cyst nematode (*Heterodera avenae* WOLL.) in Victoria. *Austr. J. exp. Agric. anim. Husb.*, **9**, 453-456.

BROWN J. A. M., ELLIS S. E., 1976. Breeding for resistance to cereal cyst nematode in wheat. *Euphytica*, **25**, 73-82.

CAUBEL G., GENIER G., BOSSIS M., 1978. Description d'un test de résistance vis-à-vis de *Ditylenchus dipsaci* utilisable en sélection *in* « Données utiles au sélectionneur pour améliorer la résistance des luzernes à l'égard des maladies et ravageurs ». M. MASSENOT (éd.) *INRA-SEI Étude* nº 64, 31-38.

CLAMOT G., 1972. Amélioration de la résistance de l'avoine au nématode de la tige *Ditylenchus dipsaci* (KUHN) Fil. *Bull. Recher. agron. Gembloux*, **7**, 16-40.

COOK R., 1969. Studies on the interrelation of the cereal cyst nematode (*Heterodera avenae*) and the take-all fungus (*Ophiobolus graminis*) on barley. *Proc. 5th. Br. Fungic. Conf.*, 626-634.

COOK R., 1974. Nature and inheritance of nematode resistance in cereals. *J. Nematology*, **6**, 165-174.

CORBETT D. C. M., WEBB R. M., 1970. Plant and soil nematode population changes in wheat grown continuously in ploughed and unploughed soil. *Ann. appl. Biol.*, **65**, 327-335.

COTTEN J., 1967. Cereal root eelworm pathotypes in England and Wales. *Plant Pathol.*, **16**, 54-59.

COTTEN J., 1969. Cereal varieties resistant to *Heterodera avenae* and *Ditylenchus dipsaci*. *Proc. 5th Br. Insectic. Fung. Conf.*, 164-168.

COTTEN J., HAYES J. D., 1969. Genetic resistance to the cereal cyst nematode (*Heterodera avenae*). *Heredity*, **24**, 593-600.

COTTEN J., HAYES J. D., 1972. Genetic studies of resistance to the cereal cyst nematode (*Heterodera avenae*) in Oats (*Avena* spp.). *Euphytica*, **21**, 538-542.

DAVIES K. A., FISHER J. M., 1976. Duration of infectivity of second stage larvae of *Heterodera avenae*. *Nematologica*, **22**, 163-168.

GOODEY T., 1937. Observations on the susceptibility of certain varieties of oats to « tulip-root » caused by the stem eelworm *Anguillulina dipsaci*. *J. Helmintology*, **15**, 203-214.

GRIFFITHS D. J., HOLDEN J. H. W., JONES J. M., 1957. Investigations on resistance of oats to stem eelworm *Ditylenchus dipsaci*. *Ann. appl. Biol.*, **45**, 709-720.

HÅKANSSON I., VIDEGÅRD G., 1965. Resistance studies on cereal root eelworm. I. Test method considering the physical properties of the soil. *Nematologica*, **11**, 601-608.

HAYES J. D., COTTEN J., 1971. Breeding for nematode resistance with particular reference to *Heterodera avenae* WOLL. *Barley Genetics II. 2nd intern. Barley genet. Symp.*, Pullman Wash., July 6-11 1969, 527-534.

HEIDE A., 1975. Studies on the population dynamics of migratory root nematodes in cereal monoculture as well as in alternating cereal growing. *Arch. Phytopathol. Pflanzensch.*, Berlin, **11**, 225-232.

KERRY B. R., JENKINSON S. C., 1976. Observations on emergence, survival and root invasion of second stage larvae of the cereal cyst-nematode, *Heterodera avenae*. *Nematologica*, **22**, 467-474.

KORT J., 1972. Nematodes diseases of cereals of temperate climates. In « *Economic Nematology* ». Acad. Press. London and New-York, 97-126.

KORT J., DANTUMA G., VAN ESSEN A., 1964. On biotypes of the cereal root eelworm (*Heterodera avenae*) and resistance in oats and barley. *Neth. J. Plant. Path.*, **70**, 9-17.

MUGNIERY D., PERSON F., 1976. Méthode d'élevage de quelques nématodes à kystes du genre *Heterodera*. *Sci. agron.* Rennes, 217-220.

NILSSON-EHLE H., 1920. Uber Resistenz gegen *Heterodera schachtii* bei gewissen Gerstensorten, ihre Vererbungsweise und Bedeutung für die Praxis. *Hereditas*, **1**, 1-34.

PERRET J., 1971. La maladie vermiculaire des tiges de l'avoine due à *Ditylenchus dipsaci*. In *Les nématodes des cultures*, A.C.T.A. Paris, 293-326.

PERSON F., DOUSSINAULT G., 1978. Influence de la température et des caractères des races d'*Heterodera avenae* WOLL. sur la validité d'un test en conditions contrôlées, utilisable en sélection des céréales. *Ann. Amélior. Plantes* **28**, (5) (sous presse).

RITTER M., 1970. Les Nématodes des céréales. *Cultivar*, **9**, 3-6.

RIVOAL R., 1975. Le Nématode à kystes des céréales, *Heterodera avenae*, en France : nuisibilité, caractéristiques biologiques et perspectives de lutte. *Bull. O.E.P.P.*, **5**, 425-435.

RIVOAL R., 1977. Identification des races biologiques du Nématode à kystes des céréales, *Heterodera avenae* WOLL. en France. *Ann. Zool. Ecol. anim.*, **9**, 261-272.

RIVOAL R., 1978. Biologie d'*Heterodera avenae* Wollenweber en France. I. Différences dans les cycles d'éclosion et de développement des deux races Fr 1 et Fr 4. *Rev. Nématologie* (sous presse).

SCOTTO LA MASSESE C., 1972. Action du *Fusarium roseum* et *Rhizoctonia solani* sur la multiplication de *Pratylenchus penetrans*. *Ann. Phytopath.*, **4**, 410.

SCOTTO LA MASSESE C., 1974. Motivation et intérêt de l'étude des *Pratylenchus* nuisibles aux céréales (Ronéo, 7 p., non publié).

SCOTTO LA MASSESE C., 1977. Importance et complexité de l'étude des *Pratylenchus* nuisibles aux céréales et au maïs en France. *Conférence Européenne sur les nématodes des Céréales et du Maïs*, Amsterdam, 6 décembre, 53-65.

SEINHORST J. W., 1952. Een nieuwe methode voor de bepaling van de vatbaarheid van roggeplanten voor aantasting door stengelaaltjes (*Ditylenchus dipsaci*). *Tijdschr. Pl. Ziekten*, **58**, 103-108.

SPEED D. W., 1965. Methods, apparatus and materials employed in testing oat seedlings for resistance to stem eelworm, *Ditylenchus dipsaci*. *Scot. Pl. Breed. St. Record*, 197-207.

Ann. Amélior. Plantes, 1978, **28** (4), 395-409.

Interprétation statistique des essais « deux voies » : décomposition factorielle des résidus et étude de la structure des interactions

C. BRIAN

Station de Recherches sur les Champignons,
Centre de Recherches de Bordeaux, I.N.R.A.,
Pont de la Maye, 33140 Villenave d'Ornon

Résumé

L'analyse statistique des essais factoriels « deux voies » sans répétitions ne permet normalement pas de séparer l'interaction de la variation résiduelle. MANDEL et GOLLOB ont toutefois présenté une méthode de décomposition des « résidus » subsistant après la prise en compte des effets principaux ligne et colonne qui autorise la mise en évidence d'effets non additifs entre les deux facteurs étudiés. Leur procédure est exposée et un test de conformité basé sur la normalité de la distribution de la variation résiduelle est proposé.

Deux exemples d'application à des données biologiques (plantes pérennes) sont proposés, la méthode d'analyse ayant été initialement mise au point dans les domaines de la physique et de la psychologie.

Introduction

Un essai factoriel comporte toutes les combinaisons des facteurs étudiés. Ce type d'essai fournit non seulement des renseignements sur les effets moyens des modalités de chaque facteur, mais aussi sur la façon dont varie un effet en fonction des modifications des autres.

Lorsque les effets d'un facteur sont indépendants des variations des autres, il y a « additivité » des effets et l'interprétation est facile. Par contre, s'il y a « interaction » entre facteurs, l'hypothèse d'additivité n'est plus acceptable, et la prise en considération de chaque combinaison en particulier rend l'interprétation des résultats délicate.

Les essais factoriels à deux entrées présentent le cas le plus simple, et sont en outre fréquents en expérimentation agronomique, l'essai « bloc » fournissant l'exemple le plus répandu.

En disposant les modalités du premier des facteurs suivant les lignes et

celles du second suivant les colonnes, les résultats de l'essai, y_{ij}, se présentent sous la forme d'une matrice rectangulaire à m lignes et n colonnes.

Les deux facteurs étant supposés interagir, l'analyse de la variance est exécutée suivant le modèle mathématique :

$$y_{ij} = \mu + \alpha_i + \beta_j + \gamma_{ij} + \varepsilon_{ij} \qquad (1)$$

où μ est estimé par la moyenne générale des données et où α_i et β_j représentent respectivement les effets ligne et colonne, γ_{ij} rendant compte de l'interaction et ε_{ij} représentant la variation aléatoire.

Lorsqu'il y a additivité stricte des effets des deux facteurs, les paramètres γ_{ij} n'ont pas d'existence réelle, et l'analyse se déroule classiquement en estimant la contribution de chaque paramètre du modèle au carré moyen total par :

$$\begin{aligned} \hat{\mu} &= y.. \\ \hat{\alpha}_i &= y_i. - y.. \\ \hat{\beta}_j &= y.j - y.. \\ \varepsilon_{ij} &= y_{ij} - y_i. - y.j + y.. \end{aligned}$$

Par contre, lorsqu'il y a interaction, les paramètres γ_{ij} ne sont pas nuls et ils deviennent inséparables des ε_{ij}. L'interaction vient alors grossir abusivement la somme des carrés des écarts résiduelle, et donc elle perturbe l'appréciation des effets propres de chaque facteur.

TUKEY (1949-1955) a établi un critère permettant de déceler l'existence d'interactions dans les essais à deux entrées, ce qui revient à mettre en évidence un comportement non additif des deux facteurs de variation contrôlés par le dispositif. Ce critère, exposé par RIVES (1971), est basé sur le modèle :

$$y_{ij} = \mu + \alpha_i + \beta_j + K\alpha_i\beta_j + \varepsilon_{ij} \qquad (2)$$

donc $$\gamma_{ij} = K\alpha_i\beta_j \qquad \text{(SCHEFFE, 1959)}$$

K étant une constante.

Lorsque l'application du critère de TUKEY révèle l'existence d'interactions, il est bien évident que le modèle additif

$$y_{ij} = \mu + \alpha_i + \beta_j + \varepsilon_{ij} \qquad (3)$$

n'est plus applicable. L'expérimentateur est alors tenté de se ramener à (3) par une transformation mathématique appliquée aux données de base (RIVES, 1960-1962).

Mais cette procédure, sauf dans des cas particuliers précis (pour ramener une distribution connue à la distribution normale par exemple) est un artifice qui masque la nature des relations entre les facteurs étudiés : elle rend impossible la prise en compte des interactions et de leur signification biologique. Elle risque donc de conduire à des conclusions erronées, ou pour le moins incomplètes.

Différents auteurs ont donc tenté de donner une structure paramétrique mieux utilisable au terme qui rend compte de l'interaction γ_{ij}.

La première tentative semble bien être celle de FISHER et MACKENZIE (1923), à propos de l'analyse d'un essai factoriel variétés-fumures sur la pomme de terre. Les auteurs supposaient que le rendement attendu pour chaque combinaison de facteurs était le produit de deux constantes, représentant respectivement la variété et le niveau de fertilisation. Les sommes des carrés des effets principaux et de

l'interaction étaient obtenues en calculant les valeurs propres d'une matrice des sommes de carrés et de produits.

Dans le même esprit, WILLIAMS (1952) a proposé un modèle simple, où les effets de l'un des facteurs sont supposés proportionnels aux différents niveaux de l'autre. Sa méthode d'analyse, fortement apparentée à l'analyse canonique d'un ensemble de variables, a comme principal inconvénient de n'être pas symétrique vis-à-vis des deux facteurs étudiés, donc de n'être pas suffisamment générale.

MANDEL (1961, 1969, 1971) et GOLLOB (1968) ont établi une méthode d'analyse des tables factorielles à deux entrées qui permet de pousser très loin la décomposition du terme « interaction ». Les deux auteurs ayant indépendamment l'un de l'autre développé des procédures très voisines, c'est celle de MANDEL qui va être exposée.

Une matrice rectangulaire X à m lignes et n colonnes ($m < n$) peut être exprimée sous forme d'un produit de trois matrices :

$$X = ADB'$$

D est une matrice diagonale de rang maximum m dont les éléments sont les racines carrées des valeurs propres du produit XX'.

A est la matrice (de taille m) des vecteurs propres associés aux valeurs propres figurant dans D.

B' est la transposée d'une matrice B de taille $n \times m$ définie par :

$$B = X'AD^{-1}$$

D'autre part, le théorème d'ECKART-YOUNG (1936) indique que la matrice de rang r ($r < m$) qui fournit la meilleure approximation de X, au sens de la théorie des moindres carrés, est obtenue par la relation :

$$X = ADB'$$

en conservant seulement les r premières colonnes des matrices A et B et les r premiers termes de D.

Appliquée à la matrice des résidus X, cette procédure permet de la décomposer en deux parties :

$$X = ADB' + E$$

où A, D et B' fournissent les estimations des paramètres du modèle de MANDEL (1969) - GOLLOB (1968), et E l'erreur expérimentale.

Principe de la décomposition d'une table deux voies suivant le modèle de Mandel

A. — *Estimation des différents paramètres du modèle*

La méthode d'analyse mise au point par MANDEL (1969-1971) et par GOLLOB (1968) consiste en premier lieu à obtenir des estimations des paramètres μ, α_i, β_j rendant compte des effets principaux dans le modèle (1), puis à donner une structure particulière aux « résidus » correspondant à la somme $\gamma_{ij} + \varepsilon_{ij}$ en considérant que les paramètres d'interaction sont composés d'une somme de termes multiplicatifs

$$\theta_1 u_{1i} v_{1j} + \theta_2 u_{2i} v_{2j} + \ldots \quad + \theta_k u_{ki} v_{kj} + \ldots$$

Tous les paramètres étant « normalisés » en divisant chacun d'eux par la somme de leurs carrés, et en introduisant dans le modèle les estimations des paramètres à partir des données, on aboutit donc à :

$$y_{ij} = \hat{\mu} + Ll_i + Cc_j + \theta_1 u_{1i} v_{1j} + \theta_2 u_{2i} v_{2j} + \ldots + e_{ij} \quad (4)$$

$$\hat{\mu} = y.. \quad (5)$$

$$Ll_i = \hat{\alpha}_i = y_i. - y.. \quad (6)$$

$$Cc_j = \hat{\beta}_j = y._j - y.. \quad (7)$$

$$L = \sqrt{\sum_i \hat{\alpha}_i^2} \quad (8)$$

$$C = \sqrt{\sum_j \hat{\beta}_j^2} \quad (9)$$

μ, $\hat{\alpha}_i$ et $\hat{\beta}_j$ désignant classiquement l'estimation à partir des données des paramètres μ, α et β du modèle.

Les paramètres représentant les effets principaux sont estimés, par la méthode des moindres carrés, comme l'indiquent les équations (5), (6) et (7).

La méthode d'analyse consiste alors à établir la matrice des résidus d_{ij} à partir de :

$$d_{ij} = y_{ij} - y.. - (y_i. - y..) - (y._j - y..) \quad (10)$$

$$= y_{ij} - y_i. - y._j + y.. \quad (11)$$

L'application à cette matrice des résidus de techniques d'analyse factorielle, ou de méthodes de calcul apparentées à la recherche des composantes principales, va permettre d'obtenir des estimations des paramètres θ, u_i, v_j, avec les contraintes :

$$\sum_i u_{1i} = \sum_i u_{2i} = \ldots = \sum_j v_{1j} = \sum_j v_{2j} = \ldots = 0 \quad (12)$$

$$\sum_i u_{1i}^2 = \sum_i u_{2i}^2 = \ldots = \sum_j v_{1j}^2 = \sum_j v_{2j}^2 = \ldots = 1 \quad (13)$$

La normalisation pratiquée sur les paramètres représentant les effets principaux — équations : (4), (8) et (9) — a permis de même, d'imposer les contraintes :

$$\sum_i l_i = \sum_j c_j = 0 \quad (14)$$

$$\sum_i l_i^2 = \sum_j c_j^2 = 1 \quad (15)$$

Chaque terme multiplicatif $\theta u_i v_j$ rendant compte d'une partie de la somme des carrés des résidus, $\sum_{ij} d_{ij}^2$, l'introduction de nouveaux termes dans le modèle sera arrêtée lorsque la réduction de la variation non expliquée correspondante ne sera plus suffisante. La procédure est assez analogue, dans son esprit, à ce qui est pratiqué avec une régression polynomiale progressive.

La part non expliquée de la variation constitue la véritable erreur expérimentale, représentée par la matrice des paramètres e :

$$e_{ij} = d_{ij} - \sum_k \theta_k u_{ki} v_{kj} \quad (16)$$

En fait, à partir d'une table deux voies à m lignes et n colonnes, on peut introduire au plus $(I - 1)$ ou $(J - 1)$ termes multiplicatifs dans le modèle ($I - 1$ si $I < J$ et $J - 1$ si $J < I$) (Mandel, 1969-1971). L'utilisation de tous les termes

multiplicatifs théoriquement envisageables conduit à expliquer totalement l'interaction et la variation résiduelle, donc à des e_{ij} tous nuls.

Il est donc raisonnable de n'introduire dans le modèle qu'un nombre K de termes multiplicatifs très inférieur au minimum de $I - 1$ et $J - 1$.

L'estimation des paramètres θ, u_i et v_j par la méthode des moindres carrés a été exposée par MANDEL (1969) et GOLLOB (1968), des compléments concernant en particulier la démonstration de certains théorèmes fondamentaux ayant été apportés par KRUSKAL (1977).

L'attribution à l'interaction de la structure définie par le modèle (4) entraîne une partition correspondante de la somme des carrés de cette interaction, basée sur l'identité :

$$\sum_{ij} d_{ij}^2 = \sum_{k=1}^{k} \theta_k^2 \qquad (17)$$

(MANDEL, 1971).

Différents algorithmes permettent de calculer les quantités θ, u et v ainsi que les sommes de carrés du tableau d'analyse de la variance. La procédure la plus commode semble être la suivante (MANDEL, 1971) :

1. Établir la matrice des résidus (d_{ij}) et sa transposée (d').

2. Établir la matrice produit $P = (d).(d')$.

3. Les valeurs propres de cette matrice P sont les quantités θ_2^k fournissant la décomposition de la somme des carrés de l'interaction.

4. Les vecteurs propres de P associés aux valeurs propres θ_1^2, θ_2^2, ... θ_k^2 sont les estimations des paramètres u_{1i}, u_{2i}, u_{ki}.

5. Les estimations des paramètres v_{kj} peuvent alors être établies par :

$$v_{kj} = \frac{1}{\theta_k} \sum_i d_{ij} u_{ki} \qquad (18)$$

Les différents paramètres θ, u_i, v_j ayant été déterminés en fonction du nombre K de termes multiplicatifs retenus dans le modèle, la variation non expliquée est obtenue par différence.

La procédure indiquée n'est valable que si $I \leqslant J$. Dans le cas où le nombre de lignes est supérieur au nombre de colonnes, il est indiqué de calculer la matrice produit $P^{(1)} = (d').(d)$, dont les valeurs propres non nulles sont les mêmes que celles de P. On obtient ainsi les θ^2 correspondant à la partition de la somme des carrés de l'interaction. Les vecteurs propres associés sont alors les estimations des v_{kj}, et les u_{ki} sont obtenus par :

$$u_{ki} = \frac{1}{\theta_k} \sum_i d_{ij} v_{kj} \qquad (19)$$

(MANDEL, 1971).

Il faut noter ici que, par définition, les θ_k obtenus en prenant la racine carrée des valeurs propres sont positifs ou nuls.

B. — *Établissement du tableau d'analyse de la variance et détermination des degrés de liberté*

D'après l'équation (17), il est facile de constater que les sommes de carrés correspondant à chaque terme multiplicatif sont simplement les quantités θ_k^2. Cependant, ces quantités ne sont pas distribuées suivant des lois de χ^2 (MANDEL,

1969-1971). Il est donc impossible de définir les degrés de liberté correspondants suivant les raisonnements usuels en analyse de la variance.

MANDEL (1969-1971) propose une conception intéressante et apparemment nouvelle de ce problème des degrés de liberté dans les analyses multivariates : il les considère simplement comme les diviseurs correspondant à chaque θ_k^2 pour obtenir un analogue d'un carré moyen. En l'absence d'effet d'interaction réel, chacun de ces carrés moyens est une estimation de l'erreur expérimentale σ^2. Donc si l'on désigne par ν_k le nombre de degrés de liberté attaché à θ_k^2, on doit avoir :

$$E(\theta_k^2 / \nu_k) = \sigma^2 \text{ (*)} \qquad (20)$$

donc :

$$\nu_k = E(\theta_k^2) / \sigma^2 \qquad (21)$$

fournit une définition des degrés de liberté attachés à chaque θ_k^2.

Donc pour obtenir les valeurs de ν_k, il suffit d'exécuter un grand nombre d'analyses sur des matrices de taille $I \times J$ en prenant comme éléments des ensembles d'écarts normaux. L'espérance mathématique des θ_k^2 fournit ainsi la valeur de ν_k par une approche empirique.

Cette procédure a été suivie par MANDEL qui a établi des tables donnant la valeur de ν_k pour $k = 1, 2$ et 3 et pour différentes matrices $I \times J$. Ces tables figurent dans sa publication de 1971.

Le tableau d'analyse de la variance correspondant au modèle (4) peut donc être établi (tabl. I).

Il ne faut absolument pas oublier que les carrés moyens issus de la décomposition de l'interaction en une somme de termes multiplicatifs ne sont pas distribués suivant un χ^2. Donc les rapports de ces carrés moyens ne suivent pas la répartition de F, et il est impossible de les comparer rigoureusement par le critère de SNEDECOR.

TABLEAU I

Analyse de la variance suivant le modèle de MANDEL

Origine de la variation	Somme de carrés	Degrés de liberté	Carré moyen
Lignes : α_i.	JL^2	$I - 1$	$JL^2/(I-1)$
Colonnes : β_j.	IC^2	$J - 1$	$IC^2/(J-1)$
Interaction : γ_{ij} . . .	$\Sigma_{ij} d_{ij}^2$	$(I-1).(J-1)$	$\Sigma_{ij} d_{ij}^2/(I-1)(J-1)$
$\theta_1 u_{1i} v_{1j}$.	θ_1^2	ν_1	θ^2_1/ν_1
$\theta_2 u_{2i} v_{2j}$	θ^2_2	ν_2	θ^2_2/ν_2
.	.	.	.
.	.	.	.
.	.	.	.
.	.	.	.
$\theta_k u_{ki} v_{kj}$.	θ_k^2	ν_k	θ^2_k/ν_k
.	.	.	.
.	.	.	.
.	.	.	.
Résiduelle	par différence	par différence	s^2_e

(*) Le symbole E( ) désignant l'espérance mathématique.

C. — *Relation entre la méthode proposée par* MANDEL *et certains modèles antérieurs*

1. — *Le modèle linéaire*

Un modèle assez souvent utilisé dans l'étude des interactions génotype-milieu attribue une structure linéaire au terme représentant l'interaction. Particulièrement étudié par MANDEL (1961), il peut s'écrire :

$$y_{ij} = \hat{\mu} + Ll_i + Cc_j + (b_i - 1)Cc_j + e_{ij} \qquad (22)$$

où l'on retrouve les paramètres de (4) et un terme b_i rendant compte d'une relation linéaire entre les valeurs y_{ij} et les moyennes colonnes.

Ce modèle (22) peut facilement être déduit du modèle général (4) aux deux conditions suivantes :

— la décomposition de l'interaction fournit un seul terme multiplicatif significatif, $\theta u_i v_j$;

— une relation lie v_j et c_j quel que soit j : $v_j = c_j$ ou $v_j = -c_j$.

Évidemment, un modèle linéaire correspond également au cas où la même relation existe entre u_i et l_i pour tout i (MANDEL, 1969).

Dans certains cas, le modèle (22) peut encore être simplifié et donner le modèle convergent (MANDEL, 1961-1969) qui s'écrit :

$$y_{ij} = \hat{\mu} + Ll_i + Cc_j + Kb_i(Cc_j) + e_{ij} \qquad (23)$$

Trois conditions sont alors nécessaires pour qu'un ensemble de données puisse être expliqué par ce modèle :

— la décomposition de l'interaction suivant (22) fournit un seul terme multiplicatif $\theta u_i v_j$;

— une relation existe entre u_i et l_i : $u_i = l_i$
ou $u_i = -l_i$;

— une relation existe entre v_j et c_j : $v_j = c_j$
ou $v_j = -c_j$.

2. — *Le critère de non additivité de* TUKEY

Il a été indiqué précédemment que ce critère correspondait au modèle :

$$y_{ij} = \mu + \alpha_i + \beta_j + K\alpha_i\beta_j + \varepsilon_{ij} \qquad (2)$$

(SCHEFFE, 1959).

En fait, il peut aussi être considéré comme un cas particulier du modèle linéaire, sous la forme :

$$y_{ij} = \hat{\mu} + Ll_i + Cc_j + K(Ll_i).(Cc_j) + [(b_i - 1) - KLl_i]Cc_j + e_{ij} \qquad (24)$$

avec un degré de liberté pour $K(Ll_i).(Cc_j)$ et $(I - 2)$ pour $[(b_i - 1) - KLl_i]Cc_j$ (MANDEL, 1961).

La non additivité peut donc être testée par le rapport des carrés moyens correspondant respectivement pour le numérateur à $K(Ll_i).(Cc_j)$ et pour le déno-

minateur à $[(b_i - 1) - KLl_i]Cc_j + e_{ij}$., c'est le déroulement du test d'additivité de TUKEY tel qu'il a été présenté par RIVES (1971).

MANDEL trouve toutefois préférable de considérer d'abord le modèle linéaire et de dégager un degré de liberté pour estimer la convergence suivant (23). En outre, le critère de TUKEY aurait tendance à conduire à des conclusions erronées lorsque le modèle est linéaire sans être convergent.

Présentation de deux exemples

Premier exemple

Dans sa présentation du critère d'additivité de TUKEY, RIVES (1971) utilisait un essai de porte-greffes de vigne (tabl. 2, p. 20), la variable mesurée étant la fertilité moyenne observée sur la même variété greffée sur quatre porte-greffes et pendant quatre années successives. Ces données sont reproduites dans le tableau 2.

Après avoir exécuté la procédure de TUKEY, RIVES concluait que les données

TABLEAU 2

Essai de porte-greffes de vigne
(d'après RIVES, 1971)

Porte-greffes \ Années	66	67	68	69
161.49	2,21	2,05	2,08	2,05
110 R	2,61	2,46	2,40	2,38
101.14	2,10	1,70	1,97	1,93
5 BB	2,42	2,38	2,27	2,05

TABLEAU 3

Analyse de variance « MANDEL » *sur les données du tableau 2*

Origine de la variation	Somme des carrés	Degrés de liberté (*)	Carré moyen
Total	0,8604	15	—
Porte-greffes	0,6445	3	0,2148
Années	0,1223	3	0,0408
Interaction	0,0935	9	0,0104
$\theta u_i v_j$	0,0845	6,71	0,0126
résidu	0,0090	2,29	0,0039

(*) Les degrés de liberté correspondant à la décomposition de l'interaction sont lus dans la table fournie par MANDEL (1971).

pouvaient être considérées comme répondant au modèle additif, puisque le terme « non additivité » n'était pas significativement différent du résidu.

L'application de la procédure de MANDEL à ces mêmes données fournit l'analyse de variance présentée au tableau 3, avec un seul terme multiplicatif $\theta u_i v_j$.

On constate que le terme multiplicatif introduit dans le modèle rend compte de la plus grande partie de l'interaction (« erreur » du tableau 2, de RIVES, 1971), le résidu étant considérablement plus petit.

Il paraît donc assez logique d'admettre l'existence d'une interaction porte-greffe - année, contrairement aux conclusions fournies par le critère de TUKEY.

L'estimation des différents paramètres du modèle (4) suivant la procédure exposée précédemment conduit à l'équation :

$$y_{ij} = 2{,}1913 + 0{,}4014\, l_i + 0{,}1749 c_j + \theta u_i v_j + e_{ij} \quad (*) \qquad (22)$$

où $L = \sqrt{\widehat{\alpha}_i^2} = 0{,}4014$

et $C = \sqrt{\widehat{\beta}_j^2} = 0{,}1749.$

La comparaison des estimations des paramètres l_i et u_i d'une part, c_j et v_j d'autre part permet de voir s'il est possible de simplifier le modèle (22), en

TABLEAU 4

Estimation des différents paramètres du modèle (22)

Valeur de l'indice i ou j	Paramètres « porte greffes »		Paramètres années	
	l_i	u_i	c_j	v_j
1	— 0,2336	+ 0,0080	+ 0,8220	+ 0,0762
2	+ 0,6757	— 0,1286	— 0,2502	— 0,8033
3	— 0,6633	+ 0,7231	— 0,0643	+ 0,1580
4	+ 0,2211	— 0,8740	— 0,5075	+ 0,5691

TABLEAU 5

Matrice des $u_i v_j$ *correspondant à l'analyse des données du tableau 2*

	v_1	v_2	v_3	v_4
u_1	+ 0,0006	— 0,0064	+ 0,0080	+ 0,0046
u_2	— 0,0098	+ 0,1033	— 0,0203	— 0,0732
u_3	+ 0,0551	— 0,5809	+ 0,1142	+ 0,4115
u_4	— 0,0514	+ 0,5414	— 0,1065	— 0,3836

(*) $\theta = \sqrt{\theta^2_1} = 0{,}2907.$

particulier de voir si l'on peut se ramener au modèle linéaire ou au modèle convergent. Ces estimations figurent au tableau 4.

Aucune relation du type $l_i = \pm u_i$ ou $c_j = \pm v_j$ n'apparaissant de façon évidente, il n'est pas possible de se ramener au modèle linéaire dans ce cas.

L'examen du produit $u_i v_j$ pour chaque porte-greffe permet de retrouver ce qui apparaît sur le graphique représentant leur fertilité en fonction des années (RIVES, 1971; fig. 4, p. 20) (tabl. 5).

Pour le premier porte-greffe (161-49), le produit $u_i v_j$ est toujours très faible, donc son comportement est très régulier, sa contribution à l'interaction étant pratiquement nulle. Par contre, le troisième porte-greffe (101-14) et le quatrième (5BB) sont très variables d'une année à l'autre.

On peut constater de même que les deux années les plus irrégulières, c'est-à-dire celles qui manifestent les interactions les plus fortes, sont la deuxième (1967) et la quatrième (1969).

Sur un échantillon réduit (quatre lignes et quatre colonnes) ces considérations permettent simplement de vérifier ce qui était évident à partir d'un graphique. Cependant il serait probablement beaucoup plus difficile de porter de telles conclusions à l'aide d'une figure si le nombre de lignes et de colonnes était plus élevé.

L'ajustement des résidus à une distribution normale apporte également des renseignements intéressants. La théorie de l'analyse de la variance indique que les résultats sont distribués normalement avec une moyenne nulle et un écart type σ. On peut apprécier l'écart à cette distribution normale en calculant les paramètres g_1 et g_2 caractérisant respectivement l'asymétrie et l'aplatissement de la répartition des résidus. Les résultats obtenus en introduisant zéro, un ou deux termes multiplicatifs dans le modèle sont indiqués au tableau 6.

TABLEAU 6

Paramètres d'asymétrie (g_1) *et d'aplatissement* (g_2) *de la distribution des résidus* (*)

Nombre de termes multiplicatifs dans le modèle	g_1	g_2
0	— 0,75	1,4
1	— 0,42	— 1,1
2	— 0,25	2,11

(*) g_1 et g_2 étant calculés suivant la procédure indiquée par SOKAL et ROHLF (1969).

La prise en considération d'un terme multiplicatif permet de se rapprocher au mieux de la distribution normale des résidus (la loi normale étant telle que $g_1 = g_2 = 0$). L'introduction de deux termes multiplicatifs diminue bien l'asymétrie, mais augmente exagérément la valeur de g_2. Sans qu'une signification trop importante soit attribuée à ce critère, il paraît fournir une indication intéressante sur le nombre de termes à prendre en compte pour décrire convenablement la structure des données.

Deuxième exemple

Un autre exemple utilisé par RIVES (1971) permettait de mettre en évidence l'existence d'effets non additifs importants par application du critère de TUKEY Ces données (tabl. 7) concernaient un essai de porte-greffes de vigne dont les résul-

TABLEAU 7

Essai porte-greffes de vigne de SNYDER *et* HARMON (*1948*) *utilisé par* RIVES (*1971*)

Porte-greffes	Greffons								
	1	2	3	4	5	6	7	8	Total
1	37	87	81	68	92	110	65	107	647
2	46	97	73	73	91	121	85	116	702
3	42	81	58	77	68	121	69	101	617
4	38	55	49	60	56	85	53	82	478
2	48	84	63	68	78	100	79	113	633
5	31	92	80	44	87	113	84	118	649
6	43	73	56	68	66	74	51	85	516
2	46	83	72	67	83	94	78	122	645
7	52	77	69	60	76	72	65	98	569
8	47	83	66	80	79	60	83	91	589
2	48	96	79	77	80	116	78	119	693
9	56	103	80	71	96	99	96	88	689
Total	534	1 011	826	813	952	1 165	886	1 240	7 427

TABLEAU 8

Analyse de variance « MANDEL » *sur les données du tableau 7*

Origine de la variation	Somme des carrés	Degrés de liberté	Carré moyen
Total	43 464	95	—
Greffons	28 467	7	4 067
Porte-greffes	6 714	11	610
Interaction	8 282	77	108
$\theta_1 u_{1i} v_{1j}$	4 108	27,77	148
Résidu	4 174	49,23	85

tats avaient été publiés par SNYDER et HARMON (1948). Leur analyse par la méthode de MANDEL confirme les résultats du test de TUKEY exécuté par RIVES (tabl. 8).

En comparant l'analyse de variance à celle obtenue sur l'exemple précédent, on constate qu'ici subsiste un résidu important après extraction de la somme des carrés attribuable au premier terme multiplicatif.

Cela permettrait de penser qu'il est nécessaire de pousser plus loin la décomposition de l'interaction en introduisant d'autres termes multiplicatifs. Cependant chaque nouveau terme rend compte approximativement d'une somme de carrés égale à la moitié de celle du terme précédent (tabl. 9). Il est donc difficile de savoir jusqu'à quel point on doit compliquer le modèle.

TABLEAU 9

Somme des carrés des différents termes multiplicatifs et ajustement normal des résidus correspondants

Termes multiplicatifs	Somme des carrés	Paramètres d'ajustement normal des résidus	
		g_1	g_2
Pas de terme multiplicatif. . .	—	— 0,65	— 2,64
$\theta_1 u_{1i} v_{1j}$	4 108	0,34	0,70
$\theta_2 u_{2i} v_{2j}$	1 998	— 0,57	— 2,31
$\theta_3 u_{3i} v_{3j}$	1 092	— 0,39	— 1,59
$\theta_4 u_{4i} v_{4j}$	584	— 0,34	— 1,41
$\theta_5 u_{5i} v_{5j}$	290	— 0,61	3,72
$\theta_6 u_{6i} v_{6j}$	127	— 0,01	3,9
$\theta_7 u_{7i} v_{7j}$	83	0,63	— 0,44

L'utilisation des paramètres g_1 et g_2 qui caractérisent la distribution des résidus (tabl. 9) conduit à ne retenir qu'un seul terme $\theta u_{1i} v_{1j}$: c'est en effet dans ce cas que l'on obtient le meilleur ajustement normal (tabl. 9).

Le modèle auxquelles répondent les données est donc le suivant :

$$y_{ij} = 77{,}36 + 28{,}97 l_i + 48{,}71 c_j + \theta u_i v_j + e_{ij} \quad (*) \qquad (23)$$

L'examen des différents paramètres estimés permet des observations intéressantes (tabl. 10).

L'un des porte-greffes, le n° 2, avait été répété quatre fois et servait de témoin. Les valeurs des paramètres l_i et u_i correspondants sont réparties en deux groupes de deux, sans qu'il soit possible d'avancer une explication car on ne dispose pas d'informations suffisantes sur l'essai réalisé.

D'autre part, les paramètres c_j et v_j présentent une analogie remarquable. Il est donc vraisemblable que l'on a $c_j = v_j$ aux écarts d'expérience près, et donc que le modèle (23) se ramène au modèle linéaire de MANDEL (1961), dont l'utilisation pratique est plus aisée.

L'ensemble des paramètres obtenus en analysant les données suivant le modèle (23) illustre ces considérations (tabl. 11). A noter que l'analyse effectuée suivant le modèle linéaire a confirmé les conclusions précédentes, la structure des données se montrant « linéaire mais non convergente ».

(*) $\theta = \sqrt{\theta_1^2} = 64{,}09$.

TABLEAU 10

Estimation des paramètres du modèle 23

Valeur de l'indice i ou j	Paramètres « porte-greffes »		Paramètres « greffons »	
	l_i	u_i	c_j	v_j
1	0,12	0,21	— 0,67	— 0,41
2	0,36	0,25	0,14	— 0,02
3	— 0,01	0,27	— 0,18	— 0,03
4	— 0,61	— 0,06	— 0,20	— 0,37
2	0,01	0,05	0,04	— 0,08
5	0,13	0,44	0,40	0,76
6	— 0,44	— 0,27	— 0,07	— 0,13
2	0,11	0,03	0,53	0,30
7	— 0,15	— 0,30		
8	— 0,13	— 0,60		
2	0,32	0,20		
9	0,30	— 0,22		

TABLEAU 11

Matrice des $u_i v_j$ *correspondant à l'analyse des données du tableau 7*

N° d'ordre	v_j / u_i	1 — 0,41	2 — 0,02	3 — 0,03	4 — 0,37	5 — 0,08	6 + 0,76	7 — 0,13	8 + 0,30
1	+ 0,21	— 0,09	0	— 0,01	— 0,08	— 0,02	+ 0,16	— 0,03	+ 0,06
2	+ 0,25	— 0,10	— 0,01	— 0,01	— 0,08	— 0,02	+ 0,19	— 0,03	+ 0,08
3	+ 0,27	— 0,11	— 0,01	— 0,01	— 0,10	— 0,02	+ 0,21	— 0,04	+ 0,08
4	— 0,06	+ 0,02	0	0	+ 0,02	0	— 0,05	+ 0,01	— 0,02
2	+ 0,05	— 0,02	0	0	— 0,02	0	+ 0,04	— 0,01	+ 0,02
5	+ 0,44	— 0,18	— 0,01	— 0,01	— 0,16	— 0,04	+ 0,33	— 0,06	+ 0,13
6	— 0,27	+ 0,11	+ 0,01	+ 0,01	+ 0,10	+ 0,02	— 0,21	+ 0,04	— 0,08
2	+ 0,03	— 0,01	0	0	— 0,01	0	+ 0,02	0	+ 0,01
7	— 0,30	+ 0,12	+ 0,01	+ 0,01	+ 0,11	+ 0,02	— 0,23	+ 0,04	— 0,09
8	— 0,60	+ 0,25	+ 0,01	+ 0,02	+ 0,22	+ 0,05	— 0,46	+ 0,08	— 0,18
2	+ 0,20	— 0,08	0	— 0,01	— 0,07	— 0,02	+ 0,15	— 0,03	+ 0,06
9	— 0,22	+ 0,09	0	+ 0,01	+ 0,08	+ 0,02	— 0,17	+ 0,03	— 0,07

Conclusion

La méthode de décomposition des tables deux voies élaborée par MANDEL et GOLLOB se révèle être un outil puissant pour analyser les interactions. Comme les méthodes multivariates auxquelles elle s'apparente, elle constitue un moyen d'étudier la structure d'une population de données, mais se prête assez malaisément

aux comparaisons avec un niveau de signification déterminé. Toutefois l'examen de la distribution des résidus permet, dans une certaine mesure, d'affecter une probabilité au modèle adopté, donc en fait de se ramener à un seuil de sécurité.

La simplification du modèle par la prise en compte des relations entre les différents paramètres n'est pas toujours très facile, ces relations n'étant pas forcément évidentes. Dans certains cas, une analyse complémentaire doit être effectuée sur les matrices de paramètres fournies par une première étape. Peu utiles sur les données présentées ici, cette possibilité d'approfondir l'interprétation ne doit pas être oubliée.

Reçu pour publication en octobre 1977.

Summary

Statistical analysis of two-way tables: factorial decomposition of residual variation and interaction analysis

To study the two-way tables of data, MANDEL (1971) and GOLLOB (1968) have presented the FANOVA method of statistical analysis. Their basic model is essentially a two-way analysis of variance model where the matrix of interaction parameters is decomposed by the use of factor analytic techniques.

Initially developped to study physical (MANDEL) or psychological (GOLLOB) data, the method offers a powerful tool for the analysis of biological data, specially for field experiments with perennial crops.

This paper presents the method of decomposition of the sum of squares and the relations with the other models (TUKEY test for non additivity, linear or convergent models of MANDEL) are briefly discussed.

A test of adequacy of the model is proposed, based upon the normal distribution of the residual parameters.

Two biological examples with perennial plants (grape) are discussed. With these, the FANOVA method gives better results than the TUKEY test to study genotype-year or rootstock-scion interactions. But the main limitation of the method is that it remains more descriptive than predictive.

Références bibliographiques

ECKART C., YOUNG G., 1936. The approximation of one matrix by another of lower rank. *Psychometrika*, **1**, 211-218.

FISHER R. A., MACKENZIE, 1923. Studies in crop variation. II. The manurial response of different potato varieties. *J. agric. Sci.*, Camb., **13**, 311-320.

GOLLOB H. F., 1968. A statistical model which combines features of factor analytic and analysis of variance techniques. *Psychometrika*, **33**, 73-115.

KRUSKAL J. B., 1977. Some least squares theorems for matrices and N. way arrays. *Colloque IRIA*, Versailles (communication personnelle).

MANDEL J., 1961. Non additivity in two way analysis of variance. *J. Amer. statist. Assoc.*, **36**, 878-888.

MANDEL J., 1969. The partitioning of interaction in analysis of variance. *J. Res. Nat. Bur. Stand.*, **73**, 309-328.

MANDEL J., 1971. A new analysis of variance model for non additive data. *Technometrics*, **13**, 1-18.

RIVES M., 1960. Sur l'analyse de la variance I. Emploi des transformations. *Ann. Amélior. Plantes*, **10**, 309-331.

RIVES M., 1962. Sur l'analyse de la variance II. L'additivité. *Ann. Amélior. Plantes*, **12**, 5-18.

RIVES M., 1971. L'utilisation du critère d'additivité de TUKEY pour la détection des interactions entre facteurs dans les essais à deux entrées. *Ann. Amélior. Plantes*, **21**, 15-21.

SCHEFFE H. A., 1959. *The analysis of variance*. Wiley. New York.

SOKAL R. R., ROHLF F. J., 1969. *Biometry*. W. H. Freeman. San Francisco.

SNYDER E., HARMON F. N., 1948. Comparative value of nine rootstocks for ten « *vinifera* » grape varieties. *Proc. Amer. Soc. hort. Sci.*, **51**, 287-294.

TUKEY J. W., 1949. One degree of freedom for non additivity. *Biometrics*, **5**, 232-242.

TUKEY J. W., 1955. Answer to query 113. *Biometrics*, **11**, 111-113.

WILLIAMS E. J., 1952. The interpretation of interactions in factorial experiments. *Biometrika*, **39**, 65-81.

Ann. Amélior. Plantes, 1978, **28** (4), 411-429.

Analyse et identification des translocations réciproques présentes chez le géniteur V.P.M. et les variétés « Marne », « Moisson » et « Roazon »

Françoise BOURGEOIS, Françoise DOSBA et G. DOUAIRE*

avec la collaboration technique de Anne-Marie TANGUY

Station d'Amélioration des Plantes, Domaine de la Motte au Vicomte, Centre de Recherches de Rennes, I.N.R.A., B.P. nº 29, 35650 Le Rheu

Centre de Recherches de Rennes, I.N.R.A., E.N.S.A. Chaire de Mathématiques, 65, rue de St-Brieuc, 35042 Rennes Cedex*

Résumé

L'analyse de la structure chromosomique de la variété « Roazon » et de ses ascendants a montré la grande diversité des Blés ou *Aegilops* étudiés : tous ces progéniteurs diffèrent de « Chinese Spring » (considérée comme ayant la structure primitive des Blés) par au moins une translocation réciproque (tabl. 2, fig. 2). Par ailleurs, dans la majorité des cas, « Roazon » et ses ascendants diffèrent l'un de l'autre par au moins une translocation réciproque (fig. 3 et 4).

La présence de la translocation 5B-7B a été révélée par analyse monosomique chez « Marne », « Moisson », V.P.M. et « Roazon » (tabl. 3). Une analyse mathématique utilisant les méthodes de classification automatique a permis de regrouper les chromosomes impliqués dans une même translocation réciproque. Ainsi la translocation 1B-6B a été mise en évidence chez « Moisson » (fig. 5.). Par contre la translocation 3B-3D signalée chez des ascendants de « Roazon » (« Cappelle » et « Hybride du Joncquois » — fig. 1) par RILEY *et al.* (1967) et par LAW (1971) n'a pas été trouvée chez « Moisson » et « Roazon ». Cette méthode de calcul montre les difficultés d'interprétation des résultats issus d'une analyse cytologique.

Introduction

La recherche de géniteurs de résistance au Piétin-verse (*Cercosporella herpotrichoides* Fron) a conduit à l'utilisation d'hybrides interspécifiques issus de croisements entre *Aegilops ventricosa* et divers Blés tétraploïdes (KIMBER, 1967; SIMONET, 1947; MAIA, 1967). Ce dernier auteur, à partir de l'amphiploïde (*Ae. ventricosa* × *T. persicum* (*) recroisé trois fois par la variété de Blé tendre « Marne » a sélectionné des lignées à 42 chromosomes (V.P.M.) dont le comportement vis-

(*) (*T. persicum* Vav. = *T. turgidum* ssp = *T. carthlicum* (Nevski)M.K)$2n = 28$.

à-vis du Piétin-verse est proche de celui du parent *Aegilops*, source de la résistance. A partir du croisement V.P.M. × « Moisson », diverses lignées présentant des caractéristiques agronomiques intéressantes ont été sélectionnées (Doussinault *et al.*, 1974). L'une d'entre elle est la variété « Roazon » dont la caractéristique la plus marquante est de posséder le plus haut niveau de résistance au Piétin-verse connu chez les Blés cultivés. L'analyse cytologique des géniteurs V.P.M. utilisés en sélection a montré qu'ils diffèrent par deux translocations réciproques de la variété « Chinese Spring » considérée comme ayant la structure chromosomique primitive des Blés (Doussinault *et al.*, 1974). Une analyse analogue a montré que « Moisson » différait également de ce même Blé par au moins deux translocations réciproques (Dosba et Doussinault, 1978). De nombreux travaux ont été déjà réalisés sur la structure chromosomique des Blés (Larsen, 1973; Baier *et al.* 1974). Ainsi, parmi les ascendants de « Roazon », les variétés «Cappelle» et «Hybride du Joncquois » diffèrent de « Chinese Spring » par deux translocations réciproques impliquant les chromosomes 5B-7B d'une part et 3B-3D d'autre part (Riley *et al.* 1967 et Law, 1971) tandis que « Vilmorin 27 » diffère de « Chinese Spring » par la translocation 5B-7B (Law, 1971). Le but de cette étude est de situer, du point de vue de la structure chromosomique, V.P.M., « Roazon » et leurs progéniteurs les uns par rapport aux autres et également par rapport à « Chinese Spring ». La localisation chromosomique des translocations mises en évidence a été entreprise chez le géniteur V.P.M. et chez les variétés « Marne », « Moisson » et « Roazon ».

I. — Matériel et méthodes

1. — *Matériel végétal*

La lignée V.P.M. 1.1.1.2.R_4, « Roazon », et leurs quatre parents (*Ae. ventricosa* 10, *T. persicum* 124, « Marne » et « Moisson ») ont été étudiés pour leur structure chromosomique. Les progéniteurs de « Marne » et de « Moisson » à savoir « Hybride du Joncquois », « Vilmorin 27 », « Cappelle » ont aussi été analysés. Les relations généalogiques qui relient ces différents blés hexaploïdes (*) et les espèces tétraploïdes *Ae. ventricosa* et *T. persicum* sont présentées dans la figure 1. Seules les lignées P.L.M. (issue d'une sélection dans le Blé de pays « Mouton »), hybride 80-3 et la variété « Étoile de Choisy » n'ont pas été analysées. Les lignées monosomiques utilisées pour la localisation chromosomique des translocations réciproques sont celles de « Courtot » (obtenues par 4 à 6 rétrocroisements successifs à partir des monosomiques de « Chinese Spring ») pour 18 des monosomiques et celles de « Chinese Spring » pour les monosomiques 2A, 2B et 4D. « Courtot » et « Chinese Spring » ayant une structure chromosomique identique (Y. Cauderon et Bernard, com. pers.), il n'y avait *a priori* aucun inconvénient, pour ce type d'étude, à utiliser les deux séries monosomiques différentes.

2. — *Méthodes cytologiques*

Le dénombrement des chromosomes en mitose et les examens cytologiques en métaphase réductionnelle (M_1) ont été réalisés selon des techniques précédemment décrites (Dosba et Doussinault, 1978).

(*) Appartenant à l'espèce *T. aestivum* L. em Thell ssp *vulgare* (Vill) M.K.

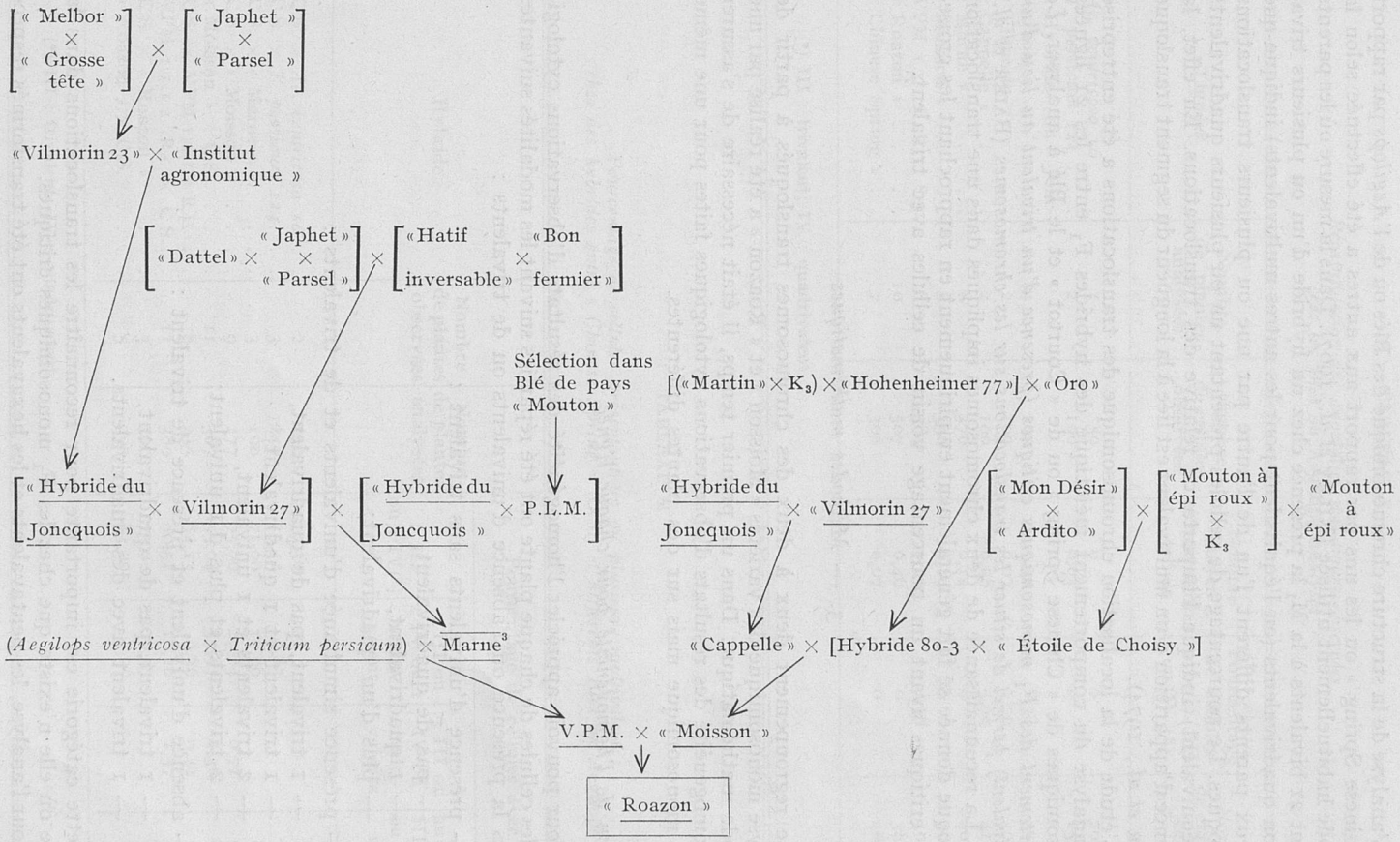


FIG. 1. — *Généalogie de « Roazon ».*
Les espèces ou variétés dont le nom est souligné ont été analysées dans le cadre de cette étude.

L'analyse de la structure chromosomique des Blés ou de l'*Aegilops* par rapport à « Chinese Spring » ou les uns par rapport aux autres a été effectuée selon la méthode habituellement utilisée (Riley *et al.*, 1967). Dans la mesure où les parents forment 21 bivalents à la M_1 la présence chez un hybride d'un ou plusieurs trivalents ou quadrivalents (ou l'équivalent pour les autres multivalents) indique que les deux parents diffèrent l'un de l'autre par une ou plusieurs translocations réciproques. Le pourcentage de cellules présentant un ou plusieurs quadrivalents (ou l'équivalent) indique l'importance relative des translocations. En effet, la fréquence d'apparition d'un multivalent est liée à la longueur du segment transloqué (Baier *et al.*, 1974).

L'étude de la localisation chromosomique des translocations a été entreprise par l'analyse du comportement méiotique des hybrides F_1 entre les 21 lignées monosomiques de « Chinese Spring » ou de « Courtot » et le Blé à analyser. *Le comportement des F_1 monosomiques critiques (présence d'un trivalent au lieu d'un quadrivalent) permet de situer les translocations sur les chromosomes* (Baier *et al.*, 1974). La reconnaissance de deux chromosomes impliqués dans une translocation réciproque donnée se fait généralement empiriquement en rapprochant les croisements critiques ayant un pourcentage voisin de cellules avec trivalent.

3. — *Méthodes mathématiques*

Le regroupement deux à deux des chromosomes transloqués à partir de l'analyse monosomique des variétés « Moisson » et « Roazon » a été réalisé par une méthode mathématique. Dans un premier temps, il était nécessaire de s'assurer de l'homogénéité des résultats d'observations cytologiques faites pour une même lignée monosomique mais sur des plantes différentes.

Examen de l'homogénéité pour chaque lignée

Pour pouvoir apprécier l'homogénéité des résultats d'observations cytologiques, les cellules de chaque plante ont été réparties suivant les modalités suivantes d'après la présence ou l'absence d'univalents ou de trivalents :

- présence d'univalents sans trivalent :
  - pas de quadrivalent,
  - 1 quadrivalent,
  - plus d'un quadrivalent;
- présence simultanée d'univalents et de trivalents :
  - 1 trivalent, pas de quadrivalent,
  - 1 trivalent et 1 quadrivalent,
  - 2 trivalents et 1 univalent,
  - 2 trivalents et plus d'1 univalent;
- absence d'univalent et présence de trivalent :
  - 1 trivalent, pas de quadrivalent,
  - 1 trivalent avec des quadrivalents.

Cette catégorie est importante pour reconnaître les translocations dans la mesure où elle n'existe que chez les F_1 monosomiques critiques.

Pour l'analyse, les pentavalents et les hexavalents ont été transformés respec-

TABLEAU 1

Récapitulation des anomalies méiotiques observées chez les Blés ou Aegilops *analysés*

Lignées	Nombre de plantes analysées	Nombre de cellules observées	Nombre moyen d'univalents / cellule	Pourcentage de cellules avec 1 III ou IV (*)	Nombre de chiasmata /cellule
Ae. ventricosa 10 . .	1	50	0	0	26,52
T. persicum 124 . . .	2	100	0,04	0	25,49
« Hybride du Joncquois »	4	200	0,32	1,50	39,66
« Vilmorin 27 » . . .	2	100	0,07	1,00	40,58
« Cappelle »	2	100	0,08	5,00	41,38
« Marne »	8	370	0,14	0	40,60
« Moisson »	8	350	0,19	0	39,92
VPM 1.1.1.2. R_4 1.8.3.	8	384	0,10	0,78	40,76
« Roazon »	10	507	0,46	0	38,90
« Chinese Spring » . .	7	308	0,07	0	40,40

(*) III : trivalent; IV : quadrivalent.

TABLEAU 2

Pourcentage de cellules présentant un ou plusieurs multivalents chez des hybrides entre « Chinese Spring » (C.S.) et différents Blés ou Aegilops

Hybride	Nombre de plantes observées	Nombre de plantes analysées	Pourcentage de cellules avec :			
			1 III ou 1 IV(*)	2 III ou 2 IV ou 1 multivalent	3 III ou IV ou multivalents	au moins 1 III ou IV ou multivalent
C.S. × *Ae. ventricosa* 10 . .	2	150	17,30			17,30
C.S. × *T. persicum* 124. . .	3	240	25,42	0,83		26,25
C.S. × « Marne »	3	100	71,00	10,00		81,00
C.S. × « Moisson »	9	277	65,70	29,24	0,72	95,66
« Moisson » × C.S.	11	367	55,04	35,97	4,36	95,37
C.S. × VPM 1.1.1.2 R4. . .	8	235	82,13	9,36	0,42	91,91
VPM 1.1.1.2. R4 × C.S.. .	11	380	80,52	10,26	2,37	93,15
C.S. × « Roazon »	3	160	75,00	9,37		84,37
« Roazon » × C.S.	5	200	83,00	5,00		88,00

(*) III : trivalent; IV : quadrivalent.

tivement en un univalent plus un quadrivalent et un bivalent plus un quadrivalent. On a ainsi pu dresser des tableaux de fréquence à double entrée (plantes × modalités).

Sur un même tableau il était important de pouvoir distinguer comme source d'hétérogénéité : l'année d'observation de la plante, l'origine du monosomique, l'origine de la plante, ce qui nous a conduit à utiliser non pas le test χ^2 habituel mais un test voisin construit par la méthode des rapports de maximum de vraisemblance (HABERMAN, 1974) qui permet de partager exactement l'hétérogénéité d'un tableau, d'une part l'hétérogénéité propre à chaque sous-tableau et d'autre part l'hétérogénéité entre sous-tableaux. On sait par ailleurs que lorsque les effectifs observés sont grands ces deux tests conduisent aux mêmes conclusions.

Classification

L'homogénéité ayant été vérifiée, les tableaux précédents ont été résumés en sommant les observations pour toutes les plantes afin de caractériser les résultats concernant un croisement avec une lignée monosomique donnée.

C'est sur ce résumé que le regroupement des croisements a été essayé en utilisant les méthodes de classification automatique. Ce sont des procédures progressives dont le but est de rassembler dans une même classe les croisements qui se ressemblent et qui sont différents de ceux appartenant à d'autres classes. La ressemblance est appréciée par une distance. Chaque croisement étant caractérisé par le nombre de cellules observées pour chaque catégorie et les catégories peu rencontrées comme « absence d'univalents, présence de trivalents » étant prépondérantes pour reconnaître les translocations réciproques, nous avons utilisé la distance dite du χ^2 (BENZECRI, 1973) dont certaines propriétés sont rappelées en annexe 1. Les distances une fois calculées, les itérations commencent en considérant chaque croisement comme une classe (classification ascendante). A chaque pas, on agglomère deux classes déjà formées pour en constituer une nouvelle qui sera nécessairement plus hétérogène que les précédentes. Le choix des deux classes à réunir peut se faire suivant différents critères. Ainsi nous avons décidé d'effectuer cinq classifications en minimisant les cinq critères suivants :

— distance entre éléments les plus proches,
— distance entre éléments les plus éloignés,
— diminution de l'hétérogénéité intra-classe,
— augmentation de la variance intra-classe,
— augmentation du moment d'ordre deux intra-classe.

Les résultats obtenus par ces différents modes d'agrégation sont très voisins, on trouvera figure 5 et 6 une schématisation de la classification obtenue en utilisant le dernier critère.

II. — Résultats et discussion

1. — *Comparaison des structures chromosomiques des différents Blés ou de l'Aegilops par rapport à « Chinese Spring » et les uns par rapport aux autres*

Les différents Blés ou l'*Aegilops* utilisés en croisement avaient tous le nombre de chromosomes attendu, c'est-à-dire 28 ou 42, à l'exception toutefois d'une plante d' « Hybride du Joncquois » qui était monosomique et d'une plante de « Roazon »

qui avait 41 chromosomes et un isochrosome. Dans l'ensemble les méioses étaient régulières; toutefois le tableau 1 fait ressortir un faible pourcentage de cellules avec un seul trivalent ou quadrivalent chez les Blés tendres notamment chez V.P.M., « Cappelle » et ses ascendants. Ceci impose une réserve nécessaire dans l'exploitation de l'étude en méiose des F_1. Ainsi, l'analyse du tableau 1 nous a conduit à estimer comme certaine la présence d'une translocation réciproque différenciant deux Blés lorsque le pourcentage de cellules avec un trivalent ou quadrivalent est supérieur à 5. Ce seuil représente en effet le maximum des anomalies observées chez les progéniteurs. Toutefois, lorsque nous avons plusieurs multivalents par cellule, le seuil retenu devrait être plus faible; nous avons considéré comme probable la présence d'une deuxième translocation quand le pourcentage de cellules avec 2 multivalents était au moins égal à 3; en effet, lorsqu'il y a

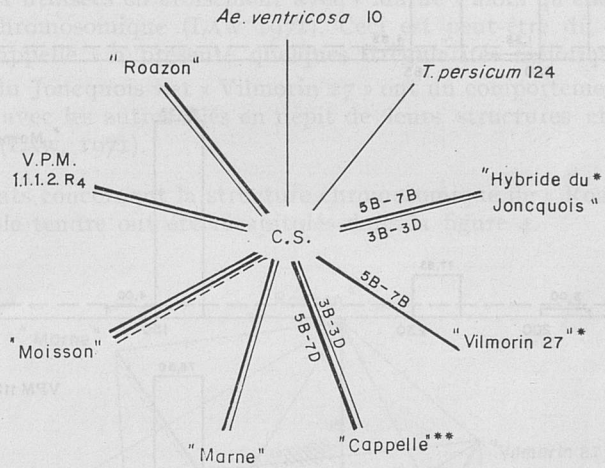


FIG. 2. — *Diagramme illustrant le nombre de translocations réciproques minimum différenciant les Blés et l'*Aegilops *de « Chinese Spring ».*

——— Translocation importante.
———— Translocation impliquant un petit fragment.
- - - - - - Translocation probable.
** D'après RILEY *et al.* (1967).
* D'après LAW (1971).

plusieurs translocations, même indépendantes, la formation d'un multivalent influence celle des autres (SEYAM, 1977). Le tableau 2 montre que tous les géniteurs étudiés diffèrent de « Chinese Spring » par au moins une translocation réciproque. Pour la variété « Moisson », deux translocations importantes la différencient très vraisemblablement de « Chinese Spring ». La figure 2 récapitule les données concernant les structures chromosomiques de « Roazon » et de ses ascendants. Les travaux de RILEY *et al.* (1967) et de LAW (1971) concernant la localisation chromosomique des translocations réciproques présentes chez « Vilmorin 27 », « Hybride du Joncquois » et « Cappelle » font émettre l'hypothèse que la translocation 5B-7B existerait également chez « Marne », « Moisson », V.P.M. et « Roazon ». Cette translocation est en effet présente chez de nombreux Blés et semble se transmettre facilement après hybridation (LARSEN, 1973; PETROVIC, 1972).

Une analyse complémentaire de la structure chromosomique des Blés analysés

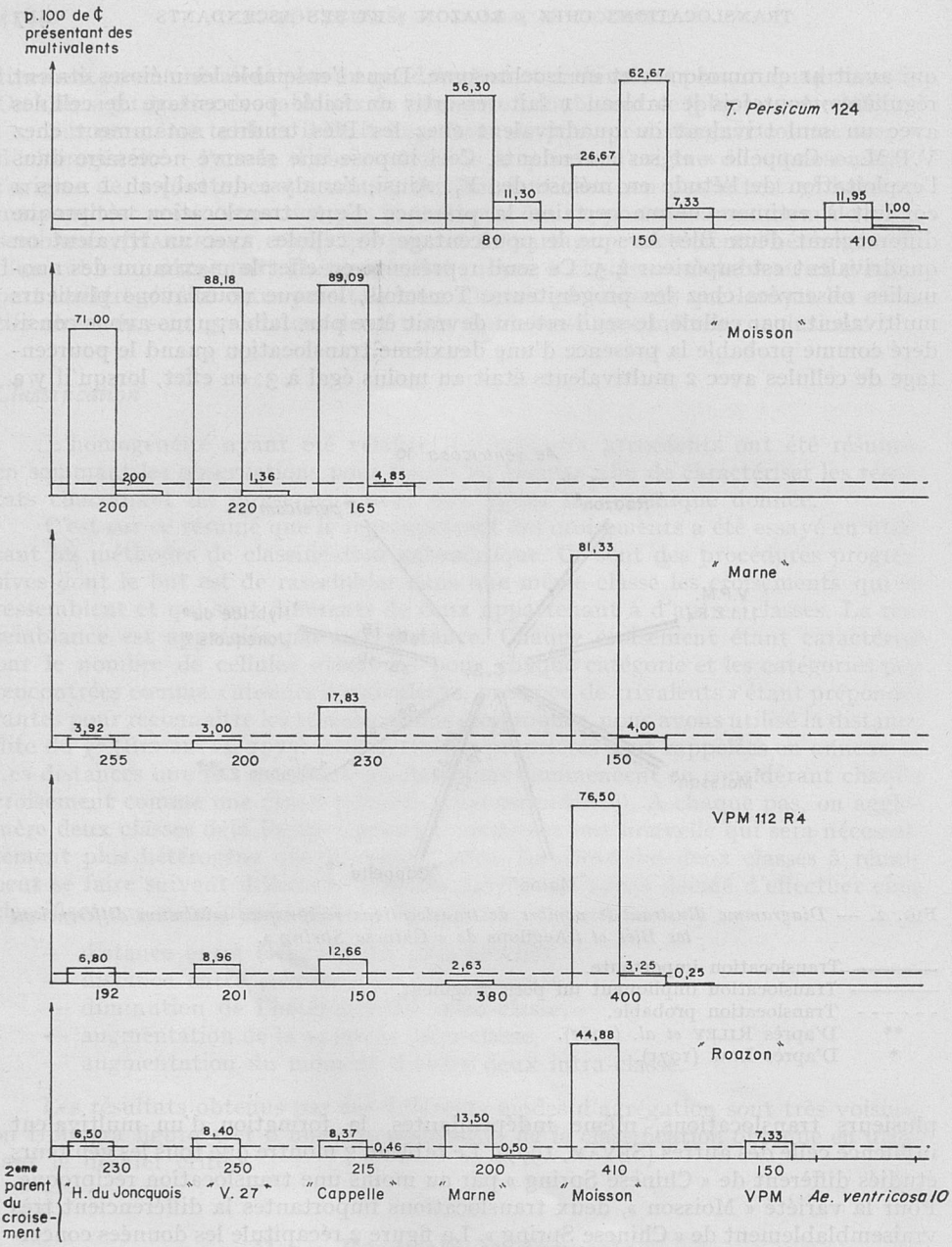


FIG. 3. — *Représentation graphique du nombre et de l'importance des translocations réciproques qui différencient* T. persicum *124, « Moisson », « Marne », VPM et « Roazon » des Blés ou* Aegilops *(indiqués en abscisse) avec lesquels ils ont été croisés.*

1re colonne = % de cellule présentant 1 III ou IV
2e colonne = % de cellules présentant 2 III ou IV ou 1 multivalent } % indiqué au-dessus
3e colonne = % de cellules présentant 2 III ou IV ou 2 multivalents }

Chiffre au-dessous = nombre de cellules analysées par croisement.
------ = 5 % de cellules avec multivalents.

les uns par rapport aux autres a été résumée dans la figure 3. Elle fait apparaître les points suivants :

— « Marne » a une structure chromosomique proche de « Vilmorin 27 » et « Hybride de Joncquois » mais diffère de « Cappelle ».

— « Moisson », bien qu'étant issue de « Cappelle » et généalogiquement proche de « Marne » par « Vilmorin 27 » et « Hybride du Joncquois », diffère de ces quatre Blés par une translocation réciproque importante.
Il est probable que « Moisson » diffère également de « Cappelle » et de « Marne » par une deuxième translocation.

— V.P.M. et « Marne » présentent des diagrammes comparables et semblent se différencier de « Roazon » par une translocation.

— « Cappelle » diffère quelque peu de la variété « Hybride du Joncquois » lorsqu'elles sont utilisées en croisement avec « Marne » alors qu'elles ont la même structure chromosomique (LAW 1971). Ceci est peut-être dû au fait que le parent « Cappelle » a présenté quelques irrégularités méiotiques.

— « Hybride du Joncquois » et « Vilmorin 27 » ont un comportement analogue en croisement avec les autres Blés en dépit de leurs structures chromosomiques différentes (LAW, 1971).

Les résultats concernant la structure chromosomique de « Roazon » et de ses progéniteurs Blé tendre ont été récapitulés dans la figure 4.

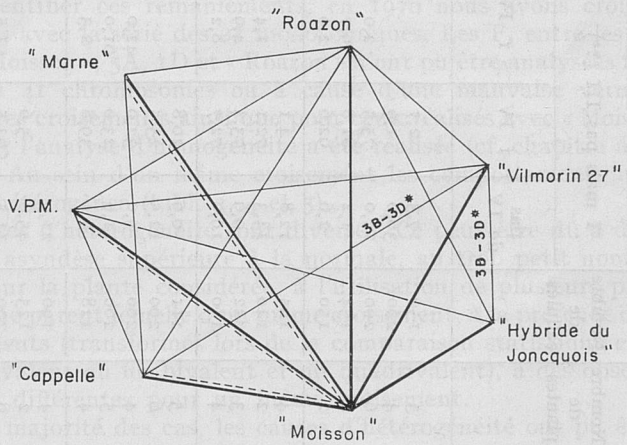


FIG. 4. — *Diagramme représentant le nombre minimum et l'importance des translocations réciproques qui différencient « Roazon » et ses progéniteurs les uns par rapport aux autres.*

——— Translocation importante.
——— Translocation peu importante.
- - - - - - Translocation probable.
* D'après LAW (1971).

Les croisements entre *T. persicum* 124 et « Marne » montrent que deux translocations réciproques différencient ces deux Blés et l'une d'entre elles est vraisemblablement la translocation 5B-7B présente chez « Marne ». Le croisement *T. persicum* 124 × « Moisson » a été réalisé quatre fois mais il a toujours produit des plantes F_1 sublétales. Le comportement méiotique de cet hybride a toutefois pu

TABLEAU 3

Pourcentage des différents types de cellules observés en 1975 chez les F_1 entre les quatre variétés étudiées et cinq monosomiques de " Courtot *"*

	Nombre de plantes	Nombre de cellules	Pourcentage de cellules avec :									
			I mais pas III (**)			I + III				pas d'I mais III		pas d'I pas de III pas de IV
			pas de IV	1 IV	> 1 IV	1 III sans IV	1 III avec IV	2 III		1 III sans IV	1 III avec IV	
								II	> II			
5B × « Marne »	3	150	17,3	2,7		8,0	0,7			68,6	2,7	
7B × « Marne »	4	200	36,0	1,0		11,0	0,5			50,0	1,5	
3B × « Marne »	6	200	12,0	75,5	2,0	8,0	2,0			0,5		
3D × « Marne »	4	154	1,2	81,8	9,7	1,9	1,3				3,9	
6B × « Marne »	2	150	2,6	92,6	2,0	0,7	2,0					
5B × VPM	4	195	12,8	4,1		20,0	0,5	2,0	1,5	56,9	2,0	
3B × VPM	2	140	14,3	72,1	1,4	10,0	2,1					
3D × VPM	3	222	9,9	73,4	4,9	4,0	5,4			0,4	1,8	
6B × VPM	4	110	10,9	72,7	8,2	5,4	1,8			0,9		
5B × « Moisson »	5	111	0,9	20,8		2,7	9,0	2,7		13,5	49,5	0,9
7B × « Moisson »	6	200	12,5	25,5		9,5	5,5	2,5	0,5	21,0	23,0	
3B × « Moisson »	4	200	5,0	32,0	41,0	5,5	14,0	1,0	1,0			0,5
3D × « Moisson »	5	200	1,0	23,0	61,0	1,5	11,5			0,5		1,0
6B × « Moisson »	4	128	5,4	39,8	2,3	5,5	4,7	2,3	0,8	7,8	31,2	
5B × « Roazon »	4	190	21,0			27,4		0,5	1,0	47,9	2,1	
7B × « Roazon »	2	125	45,6	5,6		11,2	0,8			35,2	1,6	
3B × « Roazon » (*)	6	200	11,5	63,5	1,5	18,0	3,0				2,0	0,5
3D × « Roazon »	4	200	12,0	65,5	10,0	5,5	6,0		0,5			0,5
6B × « Roazon » (*)	4	200	20,0	65,0	2,0	8,0	2,0	0,5	1,0		1,0	0,5

(*) Croisement hétérogène.
(**) I : univalent; II : bivalent; III : trivalent; IV : quadrivalent.

être étudié en 1978. Il montre que les deux Blés diffèrent entre eux par trois translocations. Un chromosome D de « Moisson » est vraisemblablement impliqué dans l'une d'elles puisque 7 p. 100 de cellules présentent 6 univalents et 1 trivalent.

2. — *Identification des translocations grâce aux croisements avec les monosomiques*

Compte tenu des translocations qui étaient déjà connues, « Marne », « Moisson », V.P.M. et « Roazon » ont été croisées en 1975 avec les monosomiques de « Courtot » 5B, 7B, 3B, 3D et 6B (devant servir de témoin). Les différents comportements méiotiques tirés de l'analyse des F_1 ont été regroupés dans le tableau 3 (la F_1 mono 7B × V.P.M. n'a pas pu être analysée). Le fort pourcentage de cellules avec un trivalent sans univalent dans le cas des croisements avec les mono 5B et 7B indique que la translocation 5B-7B est présente dans les quatre variétés. Par contre ce type de cellules est très rare ou même inexistant pour les F_1 obtenues avec les monosomiques 3B et 3D; le nombre de cellules présentant un trivalent avec ou sans univalent est légèrement plus élevé pour ces F_1 que chez les F_1 disomiques où il est d'environ 8 p. 100 pour les quatre variétés, mais il n'est pas suffisamment différent pour démontrer l'existence de la translocation 3B-3D.

Par contre les F_1 entre le mono 3D et « Marne » et « Roazon » avaient environ 10 p. 100 de cellules avec deux quadrivalents, ce qui peut indiquer la présence d'une autre translocation. Par ailleurs, il est apparu chez « Moisson » que le chromosome 6B devait être impliqué dans une translocation assez importante.

Pour identifier ces remaniements, en 1976 nous avons croisé « Moisson » et « Roazon » avec la série des 21 monosomiques. Les F_1 entre les monosomiques 3A, 5A et « Moisson », 5A, 1D et « Roazon » n'ont pu être analysées faute de grains, de plantes à 41 chromosomes ou à cause d'une mauvaise vernalisation (5A). Pour les autres croisements ainsi que pour ceux réalisés avec « Moisson » et « Roazon » en 1975 l'analyse d'homogénéité a été réalisée (cf. chapitre méthodes, paragraphe 1-3). Au sein d'un même croisement les comportements méiotiques sont quelquefois hétérogènes (tabl. 3, 4 et 5).

Les causes d'hétérogénéité sont diverses. Ce peut être dû à des plantes présentant une asyndèse supérieure à la normale, au trop petit nombre de cellules observées pour la plante considérée, à l'utilisation de plusieurs plantes monosomiques comme parent femelle d'un même croisement, à la présence de pentavalents ou d'hexavalents (transformés lors de la comparaison statistique en un univalent et un quadrivalent ou un bivalent et un quadrivalent), à des observations faites deux années différentes pour un même croisement.

Dans la majorité des cas, les causes d'hétérogénéité ont pu être supprimées avant de procéder à l'analyse des résultats.

Chaque croisement étant caractérisé (tabl. 4 et 5) par un nombre de cellules pour chaque modalité définie plus haut (cf. paragraphe méthodes 1-3) la classification sur l'ensemble des plantes observées en 1976 a mis en évidence les translocations 5B-7B et 1B-6B chez « Moisson » et 5B-7B chez « Roazon » (fig. 5 et 6). Ces résultats appellent plusieurs remarques :

— La translocation 1B-6B de « Moisson » doit faire intervenir des segments assez importants (pourcentage élevé de cellules présentant un trivalent, respectivement 48,7 et 41,0). Les deux croisements critiques ont un comportement très proche.

— La translocation 5B-7B existant dans la généalogie de « Moisson » et de « Roazon » et qui implique des segments importants leur a donc été transmise. Mais

TABLEAU 4

Pourcentage des différents types de cellules observés chez les F_1 entre « Moisson » et les monosomiques de « Courtot » ou « Chinese Spring »

Parent monosomique	Nombre de plantes	Nombre de cellules	Pourcentage de cellules avec :								
			I mais pas III (**)			I + III				pas de I mais III	
			pas de IV	1 IV	> 1 IV	1 III sans IV	1 III 1 IV	2 III		1 III sans IV	1 III avec IV
								1 I	> 1 I		
1A « Courtot »	3	100	7,0	34,0	51,0	2,0	6,0				
2A « Chinese Spring »	3	130	3,8	46,1	41,5	3,1	5,4				
2A « Courtot »	2	55	7,3	45,4	40,0	1,8	3,6				1,8
4A « Courtot »	2	155	8,4	34,2	43,2	5,2	9,0				
6A « Courtot »	5	120	4,2	51,7	38,3	1,7	4,2				
7A « Courtot »	5	229	4,8	41,9	37,5	5,7	8,7		1,3		
1B « Courtot »	4	115	6,9	42,6	1,7	8,7	6,9	3,5		2,6	26,9
2B « Chinese Spring »	3	74	15,0	49,0	24,0	5,0	7,0				
2B « Courtot »	1	30	6,7	33,3	43,3	13,3	3,3				
3B « Courtot » (*)	4	105	1,0	33,3	42,9	7,6	13,3			1,0	1,0
4B « Courtot » (*)	2	100	6,0	55,0	32,0	4,0	2,0		1,0		
5B « Courtot »	4	84	11,9	13,1	1,2	10,7	3,6			23,8	35,7
6B « Courtot »	3	100	5,0	51,0	3,0	5,0	4,0	1,0	1,0	8,0	22,0
7B « Courtot »	2	100	11,0	37,0		11,0	9,0			16,0	16,0
1D « Courtot » (*)	3	150	9,3	40,0	41,3	4,7	4,7				
2D « Courtot »	3	101	4,0	55,4	34,6	2,0	4,0				
3D « Courtot »	5	123	7,3	42,3	40,6	8,9	8,9				0,8
4D « Chinese Spring » (*)	3	150	2,0	38,0	51,3	3,3	5,3				
4D « Courtot » (*)	3	150	5,3	36,0	45,3	4,0	8,7		0,7		
5D « Chinese Spring »	3	91	2,2	33,0	53,8	4,4	6,6				
5D « Courtot » (*)	3	125	4,8	54,4	37,6	1,6	1,6				
6D « Courtot »	4	190	6,8	38,9	44,2	4,2	4,7		0,5	0,5	
7D « Courtot »	6	170	6,5	34,1	38,2	6,5	11,2		0,6	0,6	2,3

(*) Croisement hétérogène.
(**) I : univalent; II : bivalent; III : trivalent; IV : quadrivalent.

TABLEAU 5

Pourcentage des différents types de cellules observés chez les F_1 entre « Roazon » et les monosomiques de « Courtot » ou « Chinese Spring »

Parent monosomique	Nombre de plantes	Nombre de cellules	Pourcentage de cellules avec :								
			I mais pas III			I + III				pas de I mais III	
			pas de IV	1 IV	> 1 IV	1 III sans IV	1 III avec 1 IV	2 III		1 III sans IV	1 III avec IV
								1 I	> 1 I		
1A « Courtot »	3	110	18,2	67,3	2,7	10,9		0,9			
2A « Chinese Spring »	3	120	17,5	70,0	5,8	5,0	0,8	0,8			
3A « Courtot »	2	100	16,0	68,0	2,0	12,0	2,0				
4A « Courtot »	3	100	15,0	62,0	1,0	21,0	1,0				
6A « Courtot »	3	76	18,0	59,0	7,0	16,0					
7A « Courtot » (*)	3	128	16,4	60,9	3,1	16,4	2,3		0,8		
1B « Courtot »	6	187	16,6	65,2	2,1	13,4	2,7				
2B « Chinese Spring » (*)	3	143	11,2	76,2	2,8	6,3	0,7		1,4		1,4
2B « Courtot »	1	50	8,0	62,0	12,0	14,0	4,0				
3B « Courtot »	3	125	21,6	54,4		22,4	1,6				
4B « Courtot »	7	272	19,1	56,6	4,0	15,1	3,3	0,7	1,0		
5B « Courtot »	3	100	10,0	4,0		15,0		1,0	1,0	65,0	4,0
6B « Courtot »	4	152	14,5	70,4	2,6	11,2	1,3				
7B « Courtot »	3	130	53,1	4,6		16,1		3,1		21,5	1,3
2D « Courtot »	1	45	31,0	55,6	2,2	11,1					
3D « Courtot »	3	111	15,3	70,3	1,8	9,9	0,9	0,9			0,9
4D « Chinese Spring »	3	150	13,3	74,7	5,3	5,3	1,3				
5D « Chinese Spring »	2	78	9,0	76,9	9,0	2,6	1,3				1,3
5D « Courtot »	6	62	16,0	74,2	3,2	3,2	3,2				
6D « Courtot »	2	105	10,5	80,0	3,8	4,8	0,9				
7D « Courtot »	3	140	20,0	64,3	1,4	11,4	2,1				0,7

(*) F_1 hétérogène.
(**) I : univalent; II : bivalent; III : trivalent; IV : quadrivalent.

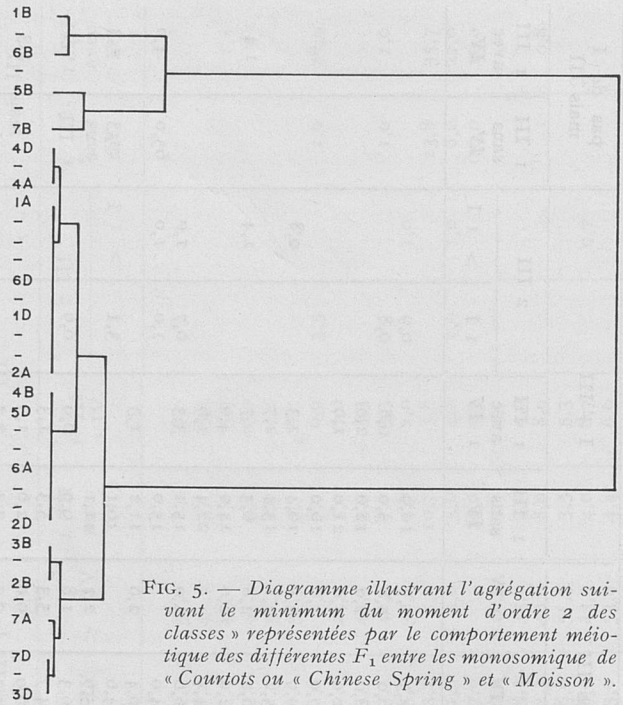


FIG. 5. — *Diagramme illustrant l'agrégation suivant le minimum du moment d'ordre 2 des classes » représentées par le comportement méiotique des différentes F_1 entre les monosomique de « Courtots ou « Chinese Spring » et « Moisson ».*

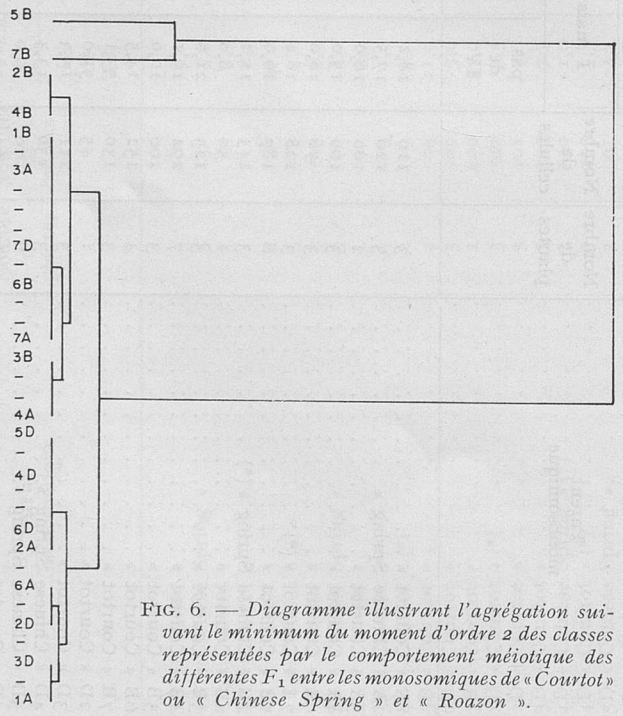


FIG. 6. — *Diagramme illustrant l'agrégation suivant le minimum du moment d'ordre 2 des classes représentées par le comportement méiotique des différentes F_1 entre les monosomiques de « Courtot » ou « Chinese Spring » et « Roazon ».*

si les F_1 avec mono 5B et 7B ont un comportement différent de l'ensemble des autres, elles présentent des différences l'une par rapport à l'autre. Le nombre de cellules ayant un trivalent est nettement plus élevé pour les F_1 avec mono 5B; ceci pourrait être expliqué par le fait que le segment du chromosome 7B fixé sur le 5B, chez « Moisson » et « Roazon », serait plus important que le segment réciproque.

— Certains croisements en particulier mono 3B, 3D et 7D par « Moisson » ont un nombre de cellules avec un trivalent supérieur à celui des autres F_1 non critiques (tabl. 4). Mais l'analyse statistique qui donne pourtant une forte importance aux modalités d'effectif faible (cellules avec trivalent) ne met pas en évidence d'autre translocation.

— Toutes les F_1 monosomiques n'ont pas été analysées; le problème n'est donc pas résolu entièrement.

Conclusion

La confrontation des résultats concernant la structure des blés analysés et la localisation des translocations nous conduit à formuler quelques remarques :

— Les croisements impliquant V.P.M., ses ascendants ou « Moisson » donnent des résultats cohérents quant aux nombres de translocations réciproques les différenciant deux à deux, et quant à leur localisation. Toutefois les méthodes utilisées ne mettent pas en évidence les très petites translocations.

— En ce qui concerne « Roazon », les résultats sont plus délicats à interpréter. Si V.P.M., « Marne » et « Roazon » ont un comportement analogue en croisement avec « Hybride du Joncquois », « V 27 » ou « Cappelle » (fig. 3), les croisements entre « Roazon » et « Marne » ou V.P.M. montrent des différences entre ces lignées (fig. 4). De plus le comportement des F_1 entre « Roazon » et les monosomiques présente une certaine variabilité qui se traduit au niveau du pourcentage de cellules qui n'ont pas de multivalent (8 p. 100 à 53 p. 100, tabl. 5) et de cellules avec trivalents. Ceci pourrait s'expliquer par le fait que « Roazon », vraisemblablement en raison de son origine interspécifique, présente une méiose particulière (taux d'asyndèse élevé, tabl. 1) et moins régulière que celle des autres blés.

— Les difficultés rencontrées lors de l'interprétation des résultats pourraient être atténuées par un contrôle en méiose de tous les parents intervenant dans tous les croisements et par l'observation d'un nombre de cellules d'autant plus grand que la méiose est plus complexe. Enfin les conditions de milieu semblent jouer un rôle important sur le comportement méiotique ce qui peut expliquer les quelques discordances dans les résultats obtenus avec des plantes élevées en serre ou au champ et au cours d'années différentes.

La méthode statistique utilisée est courante dans d'autres domaines. Son intérêt et sa difficulté résident moins dans l'interprétation des résultats que dans la réflexion préalable à la définition des modalités et à la pondération de chacune. L'analyse de données analogues par cette méthode permettrait de confirmer son intérêt.

La localisation chromosomique des translocations réciproques chez « Roazon » et « Moisson » augmente la liste des blés possédant la translocation 5B-7B et d'une manière plus générale confirme la fréquence élevée des translocations

portées par les chromosomes du génome B. Il serait intéressant de préciser si cette translocation présente un éventuel avantage sélectif ou s'il s'agit d'un phénomène de dérive non contrôlé. Une des approches du problème pourrait consister à comparer par différentes méthodes de sélection dans la descendance d'un croisement impliquant un géniteur transloqué, la fréquence et les performances des géniteurs porteurs de la translocation.

Reçu pour publication en mars 1978.

Remerciements

Nous remercions vivement toutes les personnes qui ont contribué à ce travail et toutes celles qui ont aidé à sa rédaction.

Nous remercions particulièrement Mme Yvonne CAUDERON et M. BERNARD, qui ont accepté d'être les lecteurs de cet article et nous ont apporté leurs critiques constructives.

Summary

Analysis and identification of the interchanges in the genitor V.P.M. and the cultivars « Marne », « Moisson » and « Roazon »

The search of eyespot resistant varieties of wheat led to the obtention of the genitor V.P.M. issued from the crosses (*Aegilops ventricosa* × *Triticum persicum*) × Marne [3] and of the variety « Roazon » from V.P.M. × « Moisson ». The lines « Marne » and « Moisson » and consequently V.P.M. and « Roazon » are related with many french cultivars such as « Cappelle », « Hybride du Joncquois » or « Vilmorin 27 » (fig. 1). The lines differ from « Chinese Spring » (which is considered as the most primitive variety in respect to chromosome structure) by one or two interchanges (5B-7B, 3B-3D after LAW, 1971). The aim of this paper is to precise the chromosomal structure of « Roazon » and its progenitors by means of cytological analysis of the crosses of the wheats 2 by 2 and the monosomic analysis of « Marne », « Moisson », V.P.M. and « Roazon ».

The results showed the most diversity among the wheats and *Aegilops* studied : all these lines differ from « Chinese Spring » at least in an interchange (table 2, fig. 2). Moreover, in most cases, « Roazon » and its ancestors differ from each other at least in an interchange (fig. 3 and 4).

The presence of the 5B-7B interchange was revealed by monosomic analysis in « Marne » and V.P.M. (table 3). A mathematical method using automatic classification enabled us to group the chromosomes involved in the same interchanges for « Moisson » and « Roazon ». So the 5B-7B and 1B-6B interchanges were made evident in « Moisson » (fig. 5) and the 5B-7B interchange in « Roazon » (fig. 4) meanwhile the 3B-3D interchange revealed in the ancestors of « Roazon » was found neither in « Moisson » nor in « Roazon ».

The study showed heterogeneity (table 1) for the meiotic behaviour in some of the parents and the hybrids (tables 3, 4, 5). Thus, we considered evident an interchange between two wheats if, in the hybrid, the percentage of cells with one multivalent was superior to 5 (fig. 3).

With this method we were unable to identify small interchanges particularly when a big one is present at the same time.

The interspecific origin of « Roazon » increased the difficulty of interpretation because of an important rate of asyndesis with this line (table 5).

Though it is commonly used in other scientific fields, the difficulty of the mathematical method for a cytological analysis consisted in the definition of classes and the ponderation of each one.

This study confirmed the high frequency of the chromosomes of B genome implicated in interchanges of wheat.

Références bibliographiques

BAIER A. C. *et al.*, 1974. Identification of three chromosomal interchanges in common wheat *T. aestivum* L. *Can. J. Genet. Cytol.*, **16**, 349-354.

BENZECRI J. P. *et al.*, 1973. *La Taxinomie.* Dunod, Paris, 614 p.

DOSBA F. et DOUSSINAULT G., 1978. Création de lignées de Blé présentant les caractéristiques agronomiques favorables d'*Ae. ventricosa*. *Ann. Amélior. Plantes*, **28**, 27-44.

DOUSSINAULT G. *et al.*, 1974. Utilisation des géniteurs V.P.M. 1 dans l'amélioration de l'état sanitaire du Blé tendre. *Ann. Amélior. Plantes*, **24**, 215-241.

HABERMAN S., 1974. *The analysis of frequency data*. The University of Chicago Press, 419 p.

KIMBER G., 1967. The incorporation of the resistance of *Aegilops ventricosa* to *Cercosporella herpotrichoides* into *Triticum aestivum*. *J. agric. Sci.*, **68**, 373-376.

LARSEN J., 1973. The role of chromosomal interchanges in the evolution of hexaploid wheat *T. aestivum*. *Proc. Fourth intern. Wheat Genetics Symposium Missouri agric. exp. Stat. Columbia.*, 87-93.

LAW C. N., 1971. Cooperative projects *E.W.A.C. Newsletter*, **3**, 45-46.

MAIA N., 1967. Obtention de Blés tendres résistants au Piétin-verse (*Cercosporella herpotrichoides*) par croisements interspécifiques. *C. R. Acad. Agric. Fr.*, **53**, 149-154.

PETROVIC S., 1972. Investigations of translocations by diallel cross of wheat varieties included in the european aneuploid programme. *Genetica*, **4**, 161-169.

RILEY R. *et al.*, 1967. Chromosomal interchanges and the phylogeny of wheat. *Heredity*, **22**, 233-248.

SEYAM S. M., 1977. The effect of the presence of a multivalent on the formation of a second multivalent in the cell. *Agric. Res. Rev.*, **53**, 39-42.

SIMONET M., 1957. Hybrides interspécifiques et intergénériques. *Ann. Amélior. Plantes*, **7**, 395-411.

Annexe 1

Distance du χ^2

Elle permet de mesurer la proximité entre individus caractérisés par des comptages en se basant sur la différence pour chaque variable des fréquences relatives.

Soit le tableau des fréquences absolues (comptage) observées sur J variables.

Variable / Individu	1		j		J	Σ
1	n_{11}		n_{1j}		n_{1J}	$n_{1.}$
i	n_{i1}		n_{ij}		n_{iJ}	$n_{i.}$
k	n_{k1}		n_{kj}		n_{kJ}	$n_{k.}$
Σ	$n_{.1}$		$n_{.j}$		$n_{.J}$	$n_{..}$

Le carré de la distance entre l'individu i et l'individu k est égal à :

$$d^2(ik) = \sum_{j=1}^{J} \underbrace{\frac{n..}{n.j}}_{\text{pondération}} \underbrace{\left(\frac{n_{ij}}{n_{i.}} - \frac{n_{kj}}{n_{k.}}\right)^2}_{\text{différence des fréquences relatives}}$$

La pondération est d'autant plus forte que la variable j a été peu observée.

Exemple :

Individu \ Variable	1	2	3	Σ
1	5	20	75	100
2	20	30	150	200
Σ	25	50	225	300

$$d^2(1, 2) = \frac{300}{25}\left(\frac{5}{100} - \frac{20}{100}\right)^2 + \frac{300}{50}\left(\frac{20}{100} - \frac{30}{200}\right)^2 + \frac{300}{225}\left(\frac{75}{100} - \frac{150}{200}\right)^2$$
$$= 12\ (-0{,}05)^2 + 6\ (0{,}05)^2$$

Pour les variables 1 et 2 les différences de fréquences relatives sont de même grandeur, mais l'importance de cette différence est deux fois plus grande pour la variable 1 qui a été observée deux fois moins souvent que la variable 2.

On voit ainsi l'intérêt de cette distance pour rechercher les translocations réciproques puisque peu de cellules entrent dans la catégorie « absence d'univalent — présence de trivalent ».

Métaphase 1 de l'hybride
« Marne » × « Moisson » 19 II + 1IV
(× env. 2 400)

Métaphase 1 de l'hybride « Courtot »
mono 1B × « Moisson » 2 I + 18 II + III
(× env. 2 400)

Ann. Amélior. Plantes, 1978, 28 (4), 431-445.

Comparaison des effets des gènes j et j-2 conditionnant le caractère « jointless » chez la Tomate et relations d'épistasie entre j et j-2 dans des lignées de même type variétal

Jacqueline PHILOUZE

Station d'Amélioration des Plantes maraîchères,
Centre de Recherches agronomiques d'Avignon, I.N.R.A.,
Domaine Saint Maurice, 84140 Montfavet

Résumé

Deux mutations récessives, survenues à des loci différents : *j* (jointless) et *j-2* (jointless-2), entraînent l'absence de la zone d'abscission du pédoncule floral chez la Tomate, *Lycopersicon esculentum Mill.* Le gène *j* s'accompagne d'une série d'effets pléiotropiques défavorables, effets que l'on ne retrouve pas associés au gène *j-2*. Nous avons comparé les effets des gènes *j* et *j-2*, et étudié les relations d'épistasie entre *j* et *j-2* dans un matériel végétal que nous avons créé dans le type « Heinz 1706 », variété à croissance déterminée. Nous avons comparé les phénotypes [j^+ j-2^+], [j j-2^+], [j^+ j-2] et [j j-2] au niveau de plusieurs caractères.

1. Le matériel [j] présente 100 p. 100 d'inflorescences feuillues et parmi celles-ci 92,5 p. 100 au moins ont une croissance indéfinie. Les premières feuilles apparaissent sur l'axe de l'inflorescence après la formation de 2 ou 3 fleurs.

2. Il y a environ 2 feuilles supplémentaires sous la première inflorescence chez les lignées [j] par rapport aux lignées ([j^+].

3. Le nombre d'inflorescences formées sur la tige principale est beaucoup plus élevé chez le matériel [j] que chez le matériel [j^+]. Le gène *j* masque partiellement le caractère croissance déterminée dû au gène *sp* (self pruning). La croissance de nombreuses plantes [j *sp*] n'était pas arrêtée après plus de 4 mois de culture en serre, ou plus de 3 mois de culture au champ, alors que la croissance de toutes les plantes [j^+ *sp*] était arrêtée.

4. Le nombre de feuilles entre inflorescences sur la tige principale est plus élevé chez le matériel [j] que chez le matériel [j^+].

Le contexte génotypique agit sur l'intensité avec laquelle le gène *j* favorise la croissance végétative au détriment du développement floral. Nous avons étudié 2 lignées [j j-2], très voisines l'une de l'autre car issues du même croisement entre 2 lignées quasi isogéniques sauf pour *j* et *j-2*. La tendance à la croissance végétative est nettement moins marquée chez l'une de ces 2 lignées. Le rôle du contexte génotypique peut aussi expliquer que, avec notre matériel, l'effet du gène *sp* ne soit que partiellement masqué par rapport aux effets de masquage signalés par d'autres auteurs.

Le gène *j* est épistasique sur le gène *j-2* pour l'ensemble des caractères étudiés dans le cas d'une lignée [j j-2], et pour une partie seulement des caractères étudiés dans le cas de l'autre lignée [j j-2].

Introduction

Chez la Tomate, *Lycopersicon esculentum Mill.*, deux mutations récessives, survenues à des loci différents : *j* (jointless) et *j-2* (jointless-2) entraînent l'absence de la zone d'abscission du pédoncule floral; ainsi les fruits récoltés ne possèdent ni pédoncule, ni calice.

La comparaison des effets des gènes *j* et *j-2* dans le même type variétal n'a pas encore été faite. Le but de notre étude est d'effectuer cette comparaison, et de connaître les relations d'épistasie entre *j* et *j-2*. Les effets pléiotropiques du gène *j*, effets que nous détaillons plus loin, se retrouvent-ils dans un matériel [*j j-2*] ?

Le mutant *j* (jointless) a été décrit par BUTLER en 1936. Le phénotype [*j*] est caractérisé par l'absence de joint du pédoncule floral et par la présence d'inflorescences feuillues et poussantes : après la formation d'un petit nombre de fleurs, ces inflorescences reprennent une croissance végétative de façon indéterminée. RICK et SAWANT (1955) ont montré qu'il s'agissait d'effets pléiotropiques du gène *j*. Malgré cette action défavorable du gène *j*, RICK et SAWANT pensaient le rendre utilisable en limitant la croissance végétative des inflorescences par association de *j* avec *sp* (self pruning); le gène récessif *sp* est responsable du type de croissance déterminée. Parmi les plantes [*j*] dans une population F_2 en ségrégation pour *sp*, ces auteurs ont en effet compté 92 p. 100 d'inflorescences à croissance indéterminée chez les plantes [*sp*$^+$] et 14 p. 100 seulement chez les plantes [*sp*].

Cependant EL SAYED et FOSKETT (1963) ont montré que le gène *sp* est partiellement masqué chez une plante [*j*]. Dans une F_2[*sp*] en disjonction pour le gène *j*, les descendants [*j*$^+$] ont en moyenne 1,30 feuilles entre les deux premières inflorescences, alors que les plantes [*j*] ont 2,50 feuilles. Rappelons que, chez les plantes [*sp*$^+$], ce nombre est 3.

EMERY (1966), EMERY et MUNGER (1970) ont approfondi cette étude en utilisant des lignées quasi isogéniques, sauf pour *j* et *sp*, dans 3 variétés : « Fireball », « Gardener » et « Cornell 54-149 ». Comme les auteurs précédents, ils ont noté pour le gène *j* les effets pléiotropiques suivants : absence de joint du pédoncule floral, inflorescences avec croissance végétative indéterminée, réduction du nombre de fleurs par inflorescence, interaction avec le gène *sp*. Ils ont montré en outre que chez les plantes [*j*], il y a formation de 2 feuilles supplémentaires sous la première inflorescence, par rapport à des plantes [*j*$^+$]; ceci est vrai aussi bien chez les plantes [*sp*] que chez les plantes [*sp*$^+$]. Ils ont apporté des précisions sur l'interaction entre les gènes *j* et *sp*. Dans leurs essais, EMERY et MUNGER ont noté que toutes les plantes [*j sp*] ont en fait une croissance apicale illimitée, comme des plantes [*sp*$^+$]. De plus, le nombre de feuilles entre inflorescences (les comptages ont porté sur le nombre de feuilles entre les 10 premières inflorescences d'au moins 10 plantes pour chaque phénotype), est plus élevé chez les plantes [*j*] que chez les plantes [*j*$^+$]. Ceci a été vérifié pour les plantes [*sp*$^+$] d'une part, pour les plantes [*sp*] d'autre part. A la limite, il est difficile de savoir si une plante [*j*] est [*sp*] ou [*sp*$^+$].

Plusieurs des caractères étudiés (type d'inflorescences, nombre de feuilles entre inflorescences) se manifestent avec plus ou moins d'intensité selon le type variétal dans lequel se trouve le gène *j*. Cependant les effets pléiotropiques défavorables du gène *j* le rendent en fait difficile à utiliser en sélection.

Le mutant *j-2* (jointless-2) a été décrit par RICK (1956), il a été trouvé dans un type *Lycopersicon pimpinellifolium* originaire des Iles Galapagos. RICK a fait le

test d'allélisme avec *j* et montré qu'il s'agit de mutations survenues à deux loci différents.

Le gène *j-2* n'est accompagné d'aucun effet pléiotropique défavorable. Il est très utilisé en sélection, il est surtout introduit dans de nombreuses variétés destinées à l'industrie de la conserve. La présence du caractère « jointless » est devenue indispensable pour les variétés récoltées mécaniquement.

Nous avons choisi le type « Heinz 1706 » (obtention J. Heinz Co, U.S.A.) pour notre étude. C'est une variété [j^+] précoce à fruits longs, à croissance déterminée [*sp*], très cultivée en France pour l'industrie. Nous avons sélectionné à partir de « Heinz 1706 » des lignées [*j*], [*j-2*], et [*j j-2*]; nous avons comparé ces lignées entre elles et avec des témoins, pour une série de caractères (type d'inflorescences, nombre de feuilles sous la première inflorescence et entre inflorescences, interaction entre *j*, *j-2* et *sp* au niveau de la croissance des plantes).

Matériel et méthodes

Matériel végétal

Le gène *j* et le gène *j-2* ont été introduits séparément dans des lignées du type « Heinz 1706 ». Après obtention des hybrides F_1 « Heinz 1706 » × « matériel *j* » (« matériel *j* » fourni par C. D. Clayberg, U.S.A.) et « matériel *j-2* » × « Heinz 1706 » (« matériel *j-2* » dérivé de *L. pimpinellifolium* Galapagos, fourni par C. M

TABLEAU I

Matériel végétal « jointless » et témoins dans le type variétal « Heinz 1706 »

Matériel végétal	Génotype	Phénotype
« Heinz 1706 », témoin	$j^+/j^+\ j\text{-}2^+/j\text{-}2^+$	[+ +]
Lignée *j*/*j*	*j*/*j* *j-2*$^+$/*j-2*$^+$	[*j* +]
Lignée j^+/j^+, témoin pour la lignée *j*/*j*	$j^+/j^+\ j\text{-}2^+/j\text{-}2^+$	[+ +]
Lignée *j-2*/*j-2*	j^+/j^+ *j-2*/*j-2*	[+ *j-2*]
Lignée $j\text{-}2^+/j\text{-}2^+$, témoin pour la lignée *j-2*/*j-2*	$j^+/j^+\ j\text{-}2^+/j\text{-}2^+$	[+ +]
F_3 n° 8 *j*/*j* *j-2*/*j-2*	*j*/*j* *j-2*/*j-2*	[*j* *j-2*]
F_2 n° 8 × lignée *j*/*j* — témoins pour la F_3 n° 8	*j*/*j* *j-2*/*j-2*$^+$	[*j* +]
F_2 n° 8 × lignée *j-2*/*j-2* — témoins pour la F_3 n° 8	*j*/*j*$^+$ *j-2*/*j-2*	[+ *j-2*]
F_3 n° 12 *j*/*j* *j-2*/*j-2*	*j*/*j* *j-2*/*j-2*	[*j* *j-2*]
F_2 n° 12 × lignée *j*/*j* — témoins pour la F_3 n° 12	*j*/*j* *j-2*/*j-2*$^+$	[*j* +]
F_2 n° 12 × lignée *j-2*/*j-2* — témoins pour la F_3 n° 12	*j*/*j*$^+$ *j-2*/*j-2*	[+ *j-2*]

Rick, U.S.A.), nous avons effectué 4 recroisements par « Heinz 1706 », puis 2 autofécondations pour fixer le matériel. Nous avons retenu :

— une lignée *j* /*j* et une lignée sœur j^+ /j^+ comme témoin,

— une lignée *j-2* /*j-2* et une lignée sœur *j-2*$^+$ /*j-2*$^+$ comme témoin.

Nous avons cultivé 46 plantes « jointless » de la F_2 issue du croisement entre la lignée *j-2* /*j-2* et la lignée *j* /*j*. Chaque plante a été croisée d'une part par la lignée *j* /*j*, d'autre part par la lignée *j-2* /*j-2*, afin de déterminer son génotype. Nous avons récolté des graines issues de l'autofécondation de chacune des 46 plantes F_2 « jointless ». Deux plantes, n° 8 et n° 12, avaient le génotype *j* /*j j-2* /*j-2*. Le matériel sur lequel ont porté les observations est présenté dans le tableau 1. Tout ce matériel, comme la variété de départ « Heinz 1706 », possède le gène *sp* responsable du type de croissance déterminée.

Méthodes

Le matériel décrit a été observé en culture d'automne sous serre en 1976. Le semis a été effectué le 13 août, le repiquage le 27 août, la plantation le 13 septembre. Nous avons cultivé 10 plantes par lignée, en culture palissée conduite sur une seule tige afin de faciliter les observations. Les ramifications latérales ont été régulièrement enlevées.

Nous avons effectué les observations suivantes :

1. *Type d'inflorescences.* Nous avons distingué 4 types d'inflorescences, qui sont schématisées dans la figure 1 :

— inflorescence normale,

— inflorescence se terminant par une feuille,

— inflorescence présentant une ou plusieurs feuilles entre les fleurs, mais non poussante,

— inflorescence feuillue et poussant de manière indéfinie.

Les notations ont porté sur les 4 premières inflorescences de chacune des 10 plantes, soit 40 inflorescences par lignée.

Sur les inflorescences feuillues, nous avons compté le nombre de fleurs formées avant l'apparition de la première feuille.

2. *Nombre de feuilles sous la première inflorescence.* Nous avons observé 10 plantes par lignée.

3. *Nombre d'inflorescences formées sur la tige principale.* Nous n'avons retenu les observations que sur 9 plantes par lignée, certaines lignées comportant une plante cassée, mal taillée ou difficile à interpréter. La dernière notation pour ce caractère a été effectuée le 25 janvier 1977. A cette date, la croissance de nombreuses plantes n'était pas encore arrêtée.

4. *Nombre de feuilles entre inflorescences sur la tige principale.* Nous avons compté les feuilles entre tous les bouquets formés sur les 9 plantes retenues pour la notation précédente.

Des observations portant sur le nombre d'inflorescences formées sur la tige principale, et sur le nombre de feuilles entre inflorescences ont aussi été effectuées en culture de plein champ en 1976. Le semis a été réalisé le 18 mars, le repiquage

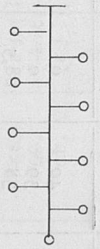
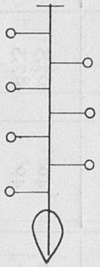
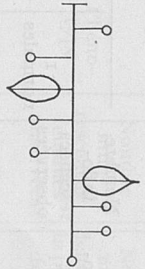
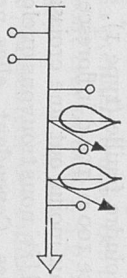
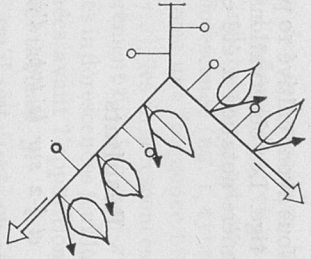
Inflorescence normale	Inflorescence feuillue non poussante		Inflorescence feuillue et poussante	
	Une feuille à l'extrémité de l'inflorescence	Une ou plusieurs feuilles au milieu de l'inflorescence	Pas de ramification précoce de l'axe de l'inflorescence	Ramification précoce de l'axe de l'inflorescence
 1	 2	 3	 4a	 4b

FIG. 1. — *Schémas des types d'inflorescences observés*

Fleur

Feuille

Croissance végétative à l'aisselle d'une feuille

Croissance de l'axe de l'inflorescence (production indéfinie de fleurs, de feuilles et de pousses latérales à l'aisselle des feuilles).

le 6 avril, la plantation le 4 mai. Nous avons cultivé 10 plantes par lignée en culture tuteurée conduite sur une seule tige. Les observations ont été faites sur 4 à 10 plantes selon les lignées. La dernière notation a été effectuée le 13 août.

Résultats

1. — *Action de* j *et* j-2 *sur le type d'inflorescences*

Le tableau 2 présente le pourcentage des 4 types d'inflorescences distingués dans la figure 1.

Le matériel [j^+], qu'il soit [j-2^+] ou [j-2], a au moins 62,5 p. 100 d'inflorescences ne comportant pas la moindre feuille (type 1). Par contre, le matériel [j] qu'il soit [j-2^+] ou [j-2], présente 100 p. 100 d'inflorescences feuillues (types 3 et 4) et parmi celles-ci, 92,5 p. 100 au moins ont une croissance indéfinie.

Notons que dans le matériel [j^+] nous trouvons quelques inflorescences feuillues, celles-ci sont parfois poussantes. Cependant, elles ne prennent jamais l'allure

TABLEAU 2

Action de j *et* j-2 *sur le type d'inflorescences. Essai en serre, automne 1976. Pourcentage d'inflorescences de différents types*

Matériel végétal	Phénotype	Nombre inflorescences observées	Pourcentage inflorescences			
			1 normales	2 terminées par une feuille	3 feuillues non poussantes	4 feuillues et poussantes
« Heinz 1706 »	[+ +]	40	65	12,5	12,5	10
Lignée *j*/*j*	[*j* +]	40	0	0	7,5	92,5
Lignée j^+/j^+	[+ +]	40	77,5	17,5	0	5
Lignée *j-2*/*j-2*	[+ *j-2*]	40	67,5	10	7,5	15
Lignée $j\text{-}2^+/j\text{-}2^+$	[+ +]	40	87,5	5	5	2,5
F_3 n° 8 *j*/*j* *j-2*/*j-2*	[*j* *j-2*]	38	0	0	5,5	94,5
F_2 n° 8 × lignée *j*/*j* . . .	[*j* +]	40	0	0	0	100
F_2 n° 8 × lignée *j-2*/*j-2* . .	[+ *j-2*]	40	62,5	17,5	5	15
F_3 n° 12 *j*/*j* *j-2*/*j-2*	[*j* *j-2*]	40	0	0	2,5	97,5
F_2 n° 12 × lignée *j*/*j* . . .	[*j* +]	39	0	0	2,5	97,5
F_2 n° 12 × lignée *j-2*/*j-2* .	[+ *j-2*]	38	68,5	23,5	5,5	2,5

anarchique caractéristique des inflorescences [*j*]. Cette allure anarchique, due à la croissance continue de l'inflorescence et au départ de pousses végétatives à l'aisselle des feuilles de l'inflorescence, est encore accentuée par une bifurcation fréquente de l'axe de l'inflorescence (fig. 1, tybe 4*b*), bifurcation que nous rencontrons aussi parfois, mais avec une fréquence bien moindre, dans le matériel [*j*$^+$].

Chez les 2 lignées [*j j-2*], les inflorescences formées sont du même type que celles du matériel [*j*]. Autrement dit, le gène *j-2* est masqué par le gène *j*.

Les observations sur les inflorescences feuillues sont complétées par le comptage du nombre de fleurs formées avant l'apparition de la première feuille. Les résultats sont donnés dans le tableau 3.

Dans le matériel [*j*$^+$], qu'il soit [*j-2*$^+$] ou [*j-2*], il y a formation de 7,2 à 10,8 fleurs en moyenne avant l'apparition de la première feuille sur l'inflorescence. Chez aucune inflorescence il n'y a moins de 3 fleurs avant la première feuille.

Dans le matériel [*j*], qu'il soit [*j-2*$^+$] ou [*j-2*], il y a formation de 2,2 à 3,7 fleurs en moyenne avant la première feuille. Les inflorescences qui ont 6 à 7 fleurs avant la première feuille sont très rares (0 à 3 p. 100). Aucune n'a plus de 7 fleurs avant la première feuille.

Les 2 lignées F_3 [*j j-2*] présentent des différences. Les inflorescences de la F_3

TABLEAU 3

Action de j *et* j-2 *sur le type d'inflorescences. Essai en serre, automne 1976*
Nombre de fleurs avant la première feuille chez les inflorescences feuillues

Matériel végétal	Phénotype	Nombre inflorescences feuillues observées	Nombre moyen fleurs avant la première feuille	Pourcentage de plantes ayant *x* fleurs avant la première feuille avec *x* :			
				1-2	3-4-5	6-7	> 7
« Heinz 1706 »	[+ +]	14	7,7	0	14	29	57
Lignée *j*/*j*	[*j* +]	40	2,7	53	45	2	0
Lignée *j*$^+$/*j*$^+$	[+ +]	9	9,0	0	11	22	67
Lignée *j-2*/*j-2*	[+ *j-2*]	13	8,2	0	16	8	76
Lignée *j-2*$^+$/*j-2*$^+$	[+ +]	5	7,2	0	0	60	40
F_3 n° 8 *j*/*j j-2*/*j-2*	[*j j-2*]	38	2,6	53	47	0	0
F_2 n° 8 × lignée *j*/*j* . . .	[*j* +]	40	2,2	68	32	0	0
F_2 n° 8 × lignée *j-2*/*j-2* . .	[+ *j-2*]	15	9,9	0	7	13	80
F_3 n° 12 *j*/*j j-2*/*j-2* . . .	[*j j-2*]	40	3,7	15	83	2	0
F_2 n° 12 × lignée *j*/*j* . . .	[*j* +]	39	3,1	41	56	3	0
F_2 n° 12 × lignée *j-2*/*j-2* .	[+ *j-2*]	12	10,8	0	0	0	100

n° 12 deviennent moins rapidement végétatives que celles de la F_3 n° 8. La différence entre le nombre de fleurs avant la première feuille chez ces 2 lignées est significative au seuil 0,01 (test *t* de Student). D'autre part, si la lignée n° 8 ne diffère pas significativement de son témoin [*j j-2*$^+$], la lignée n° 12 forme plus de fleurs avant la première feuille que son témoin [*j j-2*$^+$]; la différence est significative au seuil 0,05. Le gène *j* ne masque donc pas totalement le gène *j-2* chez la lignée n° 12 pour le caractère du nombre de fleurs formées avant l'apparition de la première feuille sur l'inflorescence.

2. — *Action de* j *et* j-2 *sur le nombre de feuilles sous la première inflorescence*

Les résultats et la comparaison des moyennes 2 à 2 au moyen du test *t* de Student sont reportés dans le tableau 4.

Les moyennes se répartissent en deux groupes bien distincts : d'une part 6,6 à 7,5 feuilles (5 des 6 lots [*j*$^+$] se situent dans ce groupe), d'autre part 8,4 à 9,0

TABLEAU 4

Action de j *et* j-2 *sur le nombre de feuilles sous la première inflorescence. Essai en serre, automne 1976. Observations sur 10 plantes par lignée*

Echelle nbre de feuilles	Nombre moyen de feuilles	Matériel végétal	Phénotype	Résultats du test t de Student de comparaison de moyennes 2 à 2
	6,6	F_2 n° 12 x j-2/j-2	[± j-2]	
	6,8	Lignée j^+/j^+	[± ±]	
	6,9	F_2 n° 8 x j-2/j-2	[± j-2]	
7,0	7,1	Heinz 1706	[± ±]	
	7,4	Lignée $j\text{-}2^+/j\text{-}2^+$	[± ±]	
	7,5	F_3 n° 12 j/j j-2/j-2	[j j-2]	
8,0				
	8,4	Lignée j/j Lignée j-2/j-2 F_2 n° 12 x j/j	[j ±] [± j-2] [j ±]	
	8,5	F_3 n° 8 j/j j-2/j-2	[j j-2]	
9,0	9,0	F_2 n° 8 x j/j	[j ±]	

Une moyenne ne diffère pas significativement au seuil 0,05 des moyennes auxquelles elle est reliée par un trait vertical

● [± ±] ⊘ [± j-2] ⊗ [j ±] ○ [j j-2]

feuilles (ce groupe comprend 4 des 5 lots [*j*]). Les deux exceptions à cette répartition sont les suivantes :

— la lignée j^+/j^+ *j-2* /*j-2* forme significativement plus de feuilles que les autres lots [j^+]. Nous n'avons pas d'explication à cette exception;

— la F_3 n° 12 [*j j-2*] forme significativement moins de feuilles que les autres lots [*j*]. Elle est intermédiaire entre ses 2 témoins [*j* $j\text{-}2^+$] et [j^+ *j-2*], témoins dont elle diffère significativement.

Si le gène *j* masque complètement le gène *j-2* chez la lignée n° 8, un tel masquage n'existe pas chez la lignée n° 12 pour le nombre de feuilles formées sous la première inflorescence.

3. — *Action de* j et *j-2 sur le nombre d'inflorescences formées sur la tige principale*

Rappelons que cette étude porte sur un matériel [*sp*] à croissance déterminée.

Dans le tableau 5, nous donnons les résultats de la culture d'automne en serre.

Le matériel [j^+], qu'il soit [$j\text{-}2^+$] ou [*j-2*], a formé en moyenne 5,8 à 10,2

TABLEAU 5

Action de j *et j-2 sur le nombre d'inflorescences formées sur la tige principale. Essai en serre, automne 1976. Observations sur 9 plantes par lignée*

Matériel végétal	Phénotype	Nombre moyen d'inflorescences(1)	Nombre de plantes ayant *x* inflorescences avec *x* :			
			2 à 5	6 à 9	10 à 13	> 14(2)
« Heinz 1706 »	[+ +]	10,2	0	6	1	2
Lignée *j*/*j*	[*j* +]	> 16,2	0	0	1	8
Lignée j^+/j^+	[+ +]	5,9	4	4	1	0
Lignée *j-2* /*j-2*	[+ *j-2*]	7,7	0	8	0	1
Lignée $j\text{-}2^+/j\text{-}2^+$	[+ +]	9,0	3	2	2	2
F_3 n° 8 *j*/*j j-2* /*j-2*	[*j j-2*]	> 14,3	2	0	0	7
F_2 n° 8 × lignée *j*/*j* . . .	[*j* +]	> 15,6	0	1	0	8
F_2 n° 8 × lignée *j-2* /*j-2* .	[+ *j-2*]	8,4	1	6	1	1
F_3 n° 12 *j*/*j j-2* /*j-2* . . .	[*j j-2*]	> 13,7	0	3	2	4
F_2 n° 12 × lignée *j*/*j* . .	[*j* +]	> 17,8	0	0	0	9
F_2 n° 12 × lignée *j-2* /*j-2* .	[+ *j-2*]	5,8	4	5	0	0

(1) S'il y a au moins une plante dont la croissance n'est pas arrêtée à la date du 25 janvier 1977, la moyenne est précédée du signe >.

(2) Dans cette colonne sont rassemblées les plantes qui ont formé un nombre fini de bouquets, supérieur à 14, et celles dont la croissance n'était pas terminée le 25 janvier 1977.

inflorescences sur la tige principale. La croissance de la tige principale de toutes les plantes était arrêtée à la fin des observations.

Le matériel [*j*], qu'il soit [*j-2*$^+$] ou [*j-2*], a formé en moyenne plus de 13,7 inflorescences sur la tige principale. Si la croissance de la tige principale de quelques plantes était arrêtée le 25 janvier 1977, la croissance de la majorité d'entre elles continuait plus de 4 mois après la plantation.

Les résultats de la culture d'été au champ, donnés dans le tableau 6, sont en accord avec ceux de la culture d'automne en serre.

Le matériel [*j*$^+$], qu'il soit [*j-2*$^+$] ou [*j-2*], a formé en moyenne 4,5 à 7,6 inflorescences sur la tige principale. La croissance de la tige principale de toutes les plantes était arrêtée à la fin des observations.

Si la croissance de la tige principale de plusieurs plantes du matériel [*j*] était arrêtée le 13 août 1976, la croissance de beaucoup d'entre elles continuait plus de 3 mois après la plantation.

Pour le caractère du nombre d'inflorescences formées sur la tige principale d'un matériel [*sp*], le gène *j* masque le gène *j-2*, totalement (lignée n° 8) ou quasi totalement (lignée n° 12).

TABLEAU 6

Action de j *et* j-2 *sur le nombre d'inflorescences formées sur la tige principale. Essai au champ, été 1976*

Matériel végétal	Phénotype	Nombre de plantes observées	Nombre moyen d'inflorescences (1)	Nombre de plantes ayant x inflorescences avec x :			
				2 à 5	6 à 9	10 à 13	> 14 (2)
« Heinz 1706 »	[+ +]	10	5,3	7	2	1	0
Lignée *j*/*j*	[*j* +]	10	> 12,0	1	0	1	8
Lignée *j-2*/*j-2*	[+ *j-2*]	10	7,6	3	4	2	1
F_3 n° 8 *j*/*j* *j-2*/*j-2* . .	[*j* *j-2*]	9	> 9,2	3	2	0	4
F_2 n° 8 × lignée *j*/*j* .	[*j* +]	7	> 11,9	1	1	1	4
F_2 n° 8 × lignée *j-2*/*j-2*	[+ *j-2*]	10	7,1	3	5	2	0
F_3 n° 12 *j*/*j* *j-2*/*j-2* . .	[*j* *j-2*]	8	> 10,9	4	0	0	4
F_2 n° 12 × lignée *j*/*j* .	[*j* +]	4	> 6,8	2	1	0	1
F_2 n° 12 × lignée *j-2*/*j-2*	[+ *j-2*]	10	4,5	6	4	0	0

(1) S'il y a au moins une plante dont la croissance n'est pas arrêtée à la date du 13 août 1976, la moyenne est précédée du signe >.

(2) Dans cette colonne sont rassemblées les plantes qui ont formé un nombre fini de bouquets, supérieur à 14, et celles dont la croissance n'était pas terminée le 13 août 1976.

4. — *Action de* j *et* j-2 *sur le nombre de feuilles entre inflorescences sur la tige principale*

Nous donnons dans le tableau 7 les résultats de la culture d'automne en serre, et dans le tableau 8 les résultats de la culture d'été au champ. A l'intérieur de chaque essai, les moyennes sont comparées 2 à 2 au moyen du test *t* de Student.

TABLEAU 7

Action de j *et* j-2 *sur le nombre de feuilles entre inflorescences de la tige principale. Essai en serre, automne 1976. Observations sur 9 plantes par lignée*

Echelle nbre de feuilles	Nombre moyen de feuilles	Nbre intervalles observés	Matériel végétal	Phénotype
	1,65	43	F_2 n°12 x j-2/j-2	[+ j-2]
1,70				
1,80	1,80	44	Lignée j+/j+	[+ +]
	1,82	72	Lignée $j\text{-}2^+/j\text{-}2^+$	[+ +]
	1,88	67	F_2 n°8 x j-2/j-2	[+ j-2]
1,90	1,89	114	F_3 n°12 j/j j-2/j-2	[j j-2]
2,00				
	2,02	83	Heinz 1706	[+ +]
	2,03	60	Lignée j-2/j-2	[+ j-2]
2,10	2,10	151	F_2 n° 12 x j/j	[j +]
	2,16	120	F_3 n°8 j/j j-2/j-2	[j j-2]
2,20				
	2,23	137	Lignée j/j	[j +]
	2,24	131	F_2 n° 8 x j/j	[j +]

Résultats du test t de Student de comparaison de moyennes 2 à 2

Une moyenne ne diffère pas significativement au seuil 0,05 des moyennes auxquelles elle est reliée par un trait vertical

● [+ +] ⊘ [+ j-2] ⊗ [j +] ○ [j j-2]

TABLEAU 8

Action de j *et* j-2 *sur le nombre de feuilles entre inflorescences de la tige principale. Essai au champ, été 1976. Observations sur 4 à 10 plantes par lignée*

Echelle nbre de feuilles	Nombre moyen de feuilles	Nbre intervalles observés	Matériel végétal	Phénotype	Résultats du test t de Student de comparaison de moyennes 2 à 2
	1,66	35	F_2 n°12 x j-2/j-2	[± j-2]	⊘
1,70					
1,80					
	1,85	79	F_3 n°12 j/j j-2/j-2	[j j-2]	○
	1,87	61	F_2 n°8 x j-2/j-2	[± j-2]	⊘
1,90					
2,00					
	2,02	43	Heinz 1706	[± ±]	●
	2,06	66	Lignée j-2/j-2	[± j-2]	⊘
2,10					
2,20					
	2,22	74	F_3 n°8 j/j j-2/j-2	[j j-2]	○
	2,26	23	F_2 n° 12 x j/j	[j ±]	⊗
2,30	2,30	76	F_2 n°8 x j/j	[j ±]	⊗
	2,33	110	Lignée j/j	[j ±]	⊗

Une moyenne ne diffère pas significativement au seuil 0,05 des moyennes auxquelles elle est reliée par un trait vertical

● [± ±] ⊘ [± j-2] ⊗ [j ±] ○ [j j-2]

Les résultats des tableaux 7 et 8 sont très voisins. Le nombre de feuilles entre inflorescences dans le matériel [j^+], qu'il soit [j-2^+] ou [j-2], est inférieur ou égal à 2,03 (tabl. 7), à 2,06 (tabl. 8).

Ce nombre est supérieur ou égal à 2,10 (tabl. 7), à 2,22 (tabl. 8) pour 4 des 5 lots [j]. La seule exception concerne la F_3 n° 12 [j j-2], pour laquelle le nombre de feuilles entre inflorescences est significativement inférieur à celui des 4 autres lots [j].

A nouveau nous observons des différences entre les 2 lignées [j j-2]. La F_3 n° 8 ne diffère pas significativement de son témoin [j j-2^+]. La lignée n° 12 a un nombre de feuilles intermédiaire entre ceux de ses témoins [j j-2^+] et [j^+ j-2]. Pour le caractère du nombre de feuilles entre inflorescences sur la tige principale d'un matériel [sp], le gène j masque complètement le gène j-2 dans le cas de la lignée n° 8. Un tel masquage n'existe pas chez la lignée n° 12.

Discussion et conclusion

Le gène j et le gène j-2 entraînent tous deux à l'état homozygote l'absence de la zone d'abscission au niveau du pédoncule floral. Les plantes de lignées [j j-2] présentent aussi ce caractère. Le gène j-2 ne s'accompagne d'aucun effet pléiotropique. Les effets pléiotropiques du gène j, effets qui traduisent une tendance au retour à l'état végétatif, se manifestent à plusieurs niveaux :

1. Les inflorescences sont feuillues et poussantes. Avec le matériel [sp] du type « Heinz 1706 » que nous avons étudié, les lots [j] ont 100 p. 100 d'inflorescences feuillues et parmi celles-ci 92,5 p. 100 au moins sont poussantes. Ces pourcentages sont beaucoup plus élevés que ceux obtenus par EMERY et MUNGER (1970) chez 3 lignées [j sp] : 5, 27 et 33 p. 100, alors que les témoins correspondants [j sp^+] ont respectivement 75, 67 et 82 p. 100 d'inflorescences feuillues poussantes. La présence du gène sp chez « Heinz 1706 » ne semble donc pas réduire efficacement la croissance végétative des inflorescences chez les lignées [j] que nous avons obtenues. Ceci est contraire aux résultats de RICK et SAWANT (1955), de EMERY et MUNGER (1970). Ces différents auteurs ont par ailleurs noté que le contexte génotypique influe sur la fréquence des inflorescences feuillues dues au gène j. Le contexte génotypique de « Heinz 1706 » semble donc particulièrement favorable à l'expression de ce caractère.

Les feuilles apparaissent très tôt sur les inflorescences des plantes [j], après 2 ou 3 fleurs en moyenne. Ceci est en accord avec les observations de plusieurs auteurs sur différentes lignées [j].

2. Il y a environ 2 feuilles supplémentaires sous la première inflorescence chez les lignées [j] par rapport aux lignées [j^+]. Nos observations confirment celles d'EMERY et MUNGER (1970).

3. En ce qui concerne l'effet du gène j sur la croissance apicale chez une variété [sp], nos conclusions sont différentes de celles de EMERY et MUNGER (1970). D'après ces auteurs, la croissance apicale d'une plante [j sp] est illimitée, tout comme celle d'une plante [sp^+] à croissance indéterminée. Or, dans nos essais la croissance de plusieurs plantes [j sp] est arrêtée de façon nette après un nombre variable d'inflorescences sur la tige principale. Il est vrai que la croissance de nombreuses plantes [j sp] continuait après plus de 4 mois de culture en serre, ou

plus de 3 mois de culture au champ. Dans notre matériel, le caractère croissance déterminée dû au gène *sp* n'est donc que partiellement masqué par le gène *j*.

4. Le nombre de feuilles entre inflorescences est plus élevé dans le matériel [*j sp*] que dans le matériel [j^+ *sp*]. Nos résultats confirment ceux de EL SAYED et FOSKETT (1963) et de EMERY et MUNGER (1970).

L'intensité de l'action du gène *j* pour favoriser la croissance végétative au détriment du développement floral dépend de l'ensemble du contexte génotypique dans lequel se trouve *j*. Ainsi nous observons des différences entre 2 lignées [*j j-2*] aussi voisines que les F_3 n° 8 et n° 12 de nos essais, le retour vers l'état végétatif est beaucoup plus net chez la lignée n° 8 que chez la lignée n° 12. Cette influence du contexte génotypique peut expliquer les différences entre ce que nous avons observé sur le masquage partiel de *sp* par *j* dans le type « Heinz 1706 » et le masquage apparemment plus complet observé par d'autres auteurs avec des variétés différentes.

L'interaction entre les gènes *j* et *j-2* au niveau de l'expression des effets pléiotropiques dus au gène *j*, se manifeste de façon différente dans les 2 lignées [*j j-2*] que nous avons étudiées. Tous les effets pléiotropiques dus au gène *j* se retrouvent dans la lignée [*j j-2*] n° 8. Il est impossible de savoir, d'après l'allure de cette lignée, si celle-ci renferme ou non le gène *j-2* : le gène *j* est complètement épistatique sur le gène *j-2*. Dans le cas de la lignée [*j j-2*] n° 12, l'épistasie de *j* sur *j-2* se manifeste totalement ou partiellement pour certains des caractères étudiés (type d'inflorescences et nombre de fleurs formées avant l'apparition de la première feuille sur les inflorescences feuillues, nombre d'inflorescences formées sur la tige principale) ; pour d'autres caractères (nombre de feuilles sous la première inflorescence, nombre de feuilles entre inflorescences sur la tige principale), il n'y a aucune épistasie d'un gène sur l'autre, la lignée [*j j-2*] n° 12 étant intermédiaire entre ses témoins [*j* $j\text{-}2^+$] et [j^+ *j-2*].

Reçu pour publication en avril 1978.

Summary

Comparison of the effects of the j *and* j-2 *genes responsible for the jointless character in Tomato, and epistatic relationship between* j *and* j-2 *in lines of the same varietal type*

Two recessive mutations at different loci *j* (jointless) and *j-2* (jointless-2) lead to the absence of the flower pedicel separation layer in Tomato, *Lycopersicon esculentum Mill.* The *j* gene is accompanied by a series of adverse pleiotropic effects which are not found to be associated with *j-2*. We compared the effects of the *j* and *j-2* genes and investigated the epistatic relationship between them in plant material we created from « Heinz 1706 », a variety of determinate type of growth. We compared the [j^+ $j\text{-}2^+$], [*j* $j\text{-}2^+$], [j^+ *j-2*] and [*j j-2*] phenotypes with respect to several characters.

1. The [*j*] material shows 100 p. 100 leafy inflorescences and among these over 92,5 p. 100 have illimited growth. The first leaves appear on the axis of the inflorescence after 2 or 3 flowers have formed.

2. In [*j*] lines, there are about 2 more leaves under the first inflorescence than in [j^+] lines.

3. The number of inflorescences formed on the main stem is much higher in [*j*] material than in [j^+] material. The *j* gene partially masks the determinate growth character which is due to the *sp* (self pruning) gene. After more than 4 months' cultivation in the glasshouse, or after more than 3 months in the field, growth of many [*j sp*] plants had not stopped, whereas growth of all [j^+ *sp*] plants had.

4. The number of leaves between inflorescences on the main stem is higher in [*j*] material than in [j^+].

The genotypic context acts upon the intensity with which the *j* gene favours vegetative growth to the disadvantage of flower development. We studied two lines [*j j-2*] which are very closely related, springing from the same cross between two quasi isogenic lines except for *j* and *j-2*. The vegetative growth trend is clearly less pronounced in one of these two lines. The part played by the genotypic context may explain why expression of the *sp* gene is only partially masked in our material, compared with masking effects reported by other authors.

The *j* gene is epistatic to the *j-2* for all characters studied in one [*j j-2*] line, and for only a part of the characters studied in the other [*j j-2*] line.

Références bibliographiques

BUTLER L., 1936. Inherited characters in the tomato II Jointless pedicel. *J. Hered.*, **27**, 25-26.

EL SAYED M. N. K., FOSKETT R.L., 1963. Masking of the sp gene in jointless tomatoes. *Proc. Amer. Soc. hort. Sci.*, **83**, 705-709.

EMERY G. C., 1966. Effects of inherited differences in growth habit on harvest pattern and fruit characteristics in tomato. *Dissert. Abstr.*, **27** (5), 1348 B-1349 B.

EMERY G. C., MUNGER H. M., 1970. Alteration of growth and flowering in tomatoes by the jointless genotype. *J. Hered.*, **61** (2), 51-53.

RICK C. M., SAWANT A. C., 1955. Factors interactions affecting the phenotype expression of the jointless character in tomatoes. *Proc. Amer. Soc. hort. Sci.*, **66**, 354-360.

RICK C. M., 1956. Genetic and systematic studies on accessions of *Lycopersicon* from the Galapagos Islands. *Amer. J. Bot.*, **43** (9), 687-696.

Ann. Amélior. Plantes, 1978, **28** (4), 447-454.

La mutation « condensé » chez le Tournesol

P. LECLERCQ

avec la collaboration technique de J. P. PHILIPPON

Station d'Amélioration des Plantes,
Centre de Recherches de Clermont-Ferrand, I.N.R.A.,
Domaine de Crouelle, 63100 Clermont-Ferrand

Résumé

Après traitement aux rayons gamma de 3 lignées de Tournesol, une seule a fait apparaître une mutation de nanisme avec une fréquence élevée (23 p. 100). Le nanisme s'accompagne de divers défauts (tardiveté, faible production de graines, etc.) que nous avons comencé à corriger par diversification génétique et sélection. Le rapport $\frac{\text{diamètre du capitule}}{\text{hauteur de tige}}$ est passé de 1/8 à 1/3.

Introduction

Pour améliorer la résistance à la verse (accident qui détruit parfois plus de 50 p. 100 de la récolte potentielle) ainsi que l'indice de récolte (poids de grain sec/poids de matière sèche totale) plusieurs sélectionneurs de Tournesol cherchent à réduire la hauteur de la plante. Dans ce but, nous avons entrepris un travail de mutagénèse.

Au cours de l'hiver 73-74, les graines de 3 lignées fixées (CP 73, CAN 2, AN 75) ont été traitées à Dijon au Laboratoire de Mutagénèse de l'I.N.R.A., soit aux rayons γ du cobalt 60 (dose d'exposition 20 000 R; débit de dose : 955 R/h), soit au MSE (méthane sulfonate d'éthyle) à la concentration de 2 g/l pendant 24 h à 22-23°.

Résultats (tabl. 1)

Les plantes « condensées » se caractérisent par une taille plus courte que les plantes normales (60 cm au lieu de 138 cm), un feuillage d'un vert plus sombre, et une floraison plus tardive (fig. 1).

TABLEAU I

Résultats de l'action des 2 agents mutagènes sur 3 lignées

Traitement	Variétés	M1 (1974)	M2 (1975)
Rayonnement γ	CP 73	5 plantes « condensées »	→ 1 seule famille issue d'autofécondation : elle est homogène condensée
		45 plantes normales	→ 40 familles issues d'autofécondation : 15 familles en ségrégation : normales + condensées 25 familles homogènes normales (voir tabl. 2)
	CAN 2	50 plantes normales	Toutes les plantes sont normales
	CAN 75	50 plantes normales	Toutes les plantes sont normales
MSE	CP 73	50 plantes normales	Toutes les plantes sont normales
	CAN 2	50 plantes normales	Toutes les plantes sont normales
	AN 75	50 plantes normales	Toutes les plantes sont normales

TABLEAU 2

Ségrégations observées en M2 sur 15 familles (1975)
La double astérisque signale une distribution statistiquement différente de 3 : 1 au seuil 0,01.

Nom de la descendance	Nombre de plantes normales	Nombre de plantes condensées	Total	χ^2 3 : 1
CP 73 γ 1	153	7	200	0,24 NS
CP 73 γ 2	146	41	187	0,94 NS
CP 73 γ 5	88	1	89	27,06**
CP 73 γ 6	79	19	98	1,65 NS
CP 73 γ 10	23	8	31	0,01 NS
CP 73 γ 11	30	13	43	0,63 NS
CP 73 γ 13	14	7	21	0,78 NS
CP 73 γ 14	22	2	24	3,56 NS
CP 73 γ 22	66	20	86	0,14 NS
CP 73 γ 27	52	13	65	0,87 NS
CP 73 γ 30	35	1	36	9,48**
CP 73 γ 32	27	15	42	2,57 NS
CP 73 γ 40	17	7	24	0,22 NS
CP 73 γ 43	12	6	18	0,67 NS
CP 73 γ 44	18	4	22	0,55 NS
Total	782	204	986	9,77**
Total sans 5 ni 30 . . .	659	202		1,09 NS

On peut supposer que le phénotype condensé correspond à un génotype homozygote récessif cd, le facteur dominant Cd donnant le phénotype normal.

En 1975, certaines plantes ont été autofécondées, d'autres ont été laissées en fécondation libre au milieu d'une population de génotypes divers, parmi lesquels des CP 73 non traités (témoins), des CP 73 issus de traitement, mais normaux, et d'autres génotypes.

Les plantes condensées autofécondées en 1975 n'ont donné en 1976, que des plantes condensées. Les plantes condensées laissées en fécondation libre en 1975 ont donné en 1976, 41 familles dans lesquelles on pouvait compter 24 plantes

FIG. 1. — A droite : *une ligne de plantes « condensées »* (*CP 73 γ*)
A gauche : *une ligne de plantes normales* (*CP 73*).

condensées et 392 plantes normales (hybrides naturels). Les plantes condensées disposées au milieu de tournesols ordinaires ont donc montré un taux d'allogamie d'au moins 94 p. 100 $\left(\frac{392}{24 + 392} = 0{,}94\right)$. Ce taux peut être considéré comme un minimum car certaines plantes condensées observées dans la descendance de fécondations libres pouvaient provenir de la fécondation de condensées (cd cd) par des normales hétérozygotes (Cd cd).

Les hybrides naturels, c'est-à-dire les plantes normales observées en 1976, étaient de 2 types :

h, plantes peu vigoureuses, se ressemblant entre elles et,
H, plantes plus vigoureuses et d'aspects variés.

Les plantes h, autofécondées, ont donné en 1977 des familles en ségrégation où les plantes condensées étaient identiques entre elles et identiques aux phénotypes condensés issus d'autofécondation continuelle depuis 1974 ou 1975.

Les plantes H ont donné des familles, également en ségrégation où les plantes condensées étaient d'aspect variable, mais toujours reconnaissables en tant que

condensées (tabl. 3 et fig. 3). Nous supposons que les plantes h sont des hétérozygotes issus de la fécondation de plantes condensées (CP 73 γ) par du pollen de CP73 normal, et que les plantes H sont des hétérozygotes issus de la fécondation de condensées par des génotypes différents de CP 73. Ainsi s'explique le fait que l'autofécondation des plantes h n'entraîne aucune hétérogénéité (donc, malheureusement, aucune possibilité de sélection) parmi les plantes condensées, alors que l'autofécondation des plantes H donne parmi les plantes condensées des types différents les uns des autres, puisqu'il y a ségrégation pour des gènes différents de ceux de CP 73.

Les hybrides naturels (h et H) autofécondés en 1976 ont donné en 1977 169 familles en ségrégation; l'ensemble de celles-ci comprenait 1 193 plantes condensées et 3 982 plantes normales soit 22 p. 100 de phénotypes condensés, proportion significativement inférieure à 1/4 avec l'effectif considéré. Le facteur récessif est peut être responsable soit d'une certaine létalité pendant la période embryonnaire, soit d'une contre sélection au moment de la fécondation. Le pourcentage de germination des condensés (CP 73 γ) n'est pas statistiquement différent de celui des normales ayant le même contexte génétique (49 germés sur 65 chez les normales — 122 sur 156 chez les condensées) dans un premier essai de germination.

Étude du taux de mutation

Si le taux de mutation est égal à x, la fréquence relative des plantes mutées, repérable dès la M_1 est égal à x^2. Celle des plantes apparemment non mutées est donc égale à $1 - x^2$ et celles des plantes homozygotes pour l'absence de mutation est égale à $(1 - x)^2$.

On a $\frac{(1-x)^2}{1-x^2} = \frac{25}{40}$ (tabl. 1)

d'où $x = 0{,}23$.

Le taux de mutation, au niveau chromosomique est donc estimé à 23 p. 100, ce qui ne semble pas contradictoire avec l'apparition de 5 plantes mutées sur 50 en M_1.

A partir de nos données, DALEBROUX, utilisant la méthode du maximum de vraisemblance, trouve également $x = 0{,}23$, et il est en mesure d'estimer la variance de x : $\widehat{V}(0{,}23) = 0{,}00335$.

Les témoins CP 73 non traités n'ayant montré aucune mutation, il reste à expliquer le taux élevé de mutations et son apparente spécificité (obtention par les rayons γ seulement, et uniquement sur la lignée CP 73).

Perspectives d'amélioration

Les plantes condensées sont en moyenne plus courtes que celles de la lignée de départ (60 cm au lieu de 138 cm) ce qui était l'objectif recherché. De plus, lors d'un premier essai de germination, elles ne montrent pas d'infériorité systématique ni pour le pourcentage de germination (voir ci-dessus) ni pour la crois-

TABLEAU 3

Effet direct de la mutation, puis de la diversification génétique parmi les mutés

	Lignée de départ avant mutation	Mutés dans le contexte génétique de la lignée de départ (h)	Mutés issus de fécondation libre (H)
Taille { moyenne . . .	138 cm	60 cm	69 cm
Taille { mini-maxi . .	135-140	55-70	30-100
Date de floraison . .	1re fleur : 17 juillet	1re fleur : 9 août	1re fleur : 26 juillet
	50 p. 100 fleur : 20 juil.	50 p. 100 fleur : 15 août	50 p. 100 fleur : 6 août
Pourcentage de *Botrytis* sur tige	0	91	57
Rendement { moyenne	25,3 g	1,5 g	8,8 g
Rendement sur capitule { mini-maxi.	2,5 g 41,4 g	0,3 g 4,8 g	0,8 g 56,6 g
Diamètre { moy. . .	17,7 cm	15,4 cm	23,1 cm
Diamètre du capitule { mini-max.	15 cm 20 cm	10 cm 20 cm	10 cm 38 cm

sance de la radicule (moyenne de 3,24 cm en 11 j. pour les plantes condensées, 3,01 cm pour les plantes normales).

Cependant, elles présentent d'autres défauts (tabl. 3) :

— Tardiveté (floraison retardée de 25 j. en moyenne).
— Sensibilité à *Botrytis cinerea* (Pourriture grise) sur tige.
— Faible production de pollen.
— Réduction du diamètre de capitule
— Faible rendement en graine.

} phénomènes sans doute fortement correlés pour un semis à même densité

Il était donc nécessaire, pour juger de l'intérêt agronomique de cette mutation, de l'examiner dans des contextes génétiques nouveaux et variés.

C'est pourquoi, parmi les plantes condensées de 1975, nous en avons laissé un grand nombre en fécondation libre ne sachant pas, *a priori*, quel contexte génétique permettrait le mieux d'améliorer les qualités agronomiques de la mutation. Comme il est très peu probable que le contexte génétique le mieux adapté au type classique soit également le mieux adapté à la mutation, nous n'avons pas essayé de reconvertir sous la forme mutée un hybride déjà inscrit et commercialisé sous la forme classique.

L'ensemble des plantes condensées issues de fécondation libre par des génotypes étrangers (différents de CP 73) est beaucoup moins homogène que l'ensemble des plantes condensées de départ. Les nouveaux phénotypes sont en moyenne un peu plus hauts (69 cm au lieu de 60 cm), plus précoces, moins sensibles au *Botrytis* sur tige (fréquence significativement inférieure à celle des plantes condensées de départ), avec un rendement et un diamètre du capitule supérieurs (tabl. 3).

La figure 2 montre que le rapport diamètre de capitule / hauteur totale est passé de 1/8 à 1/3 par mutation, suivie de diversification génétique.

La figure 3 montre : à gauche 3 pieds de la lignée CP 73 d'origine; au centre,

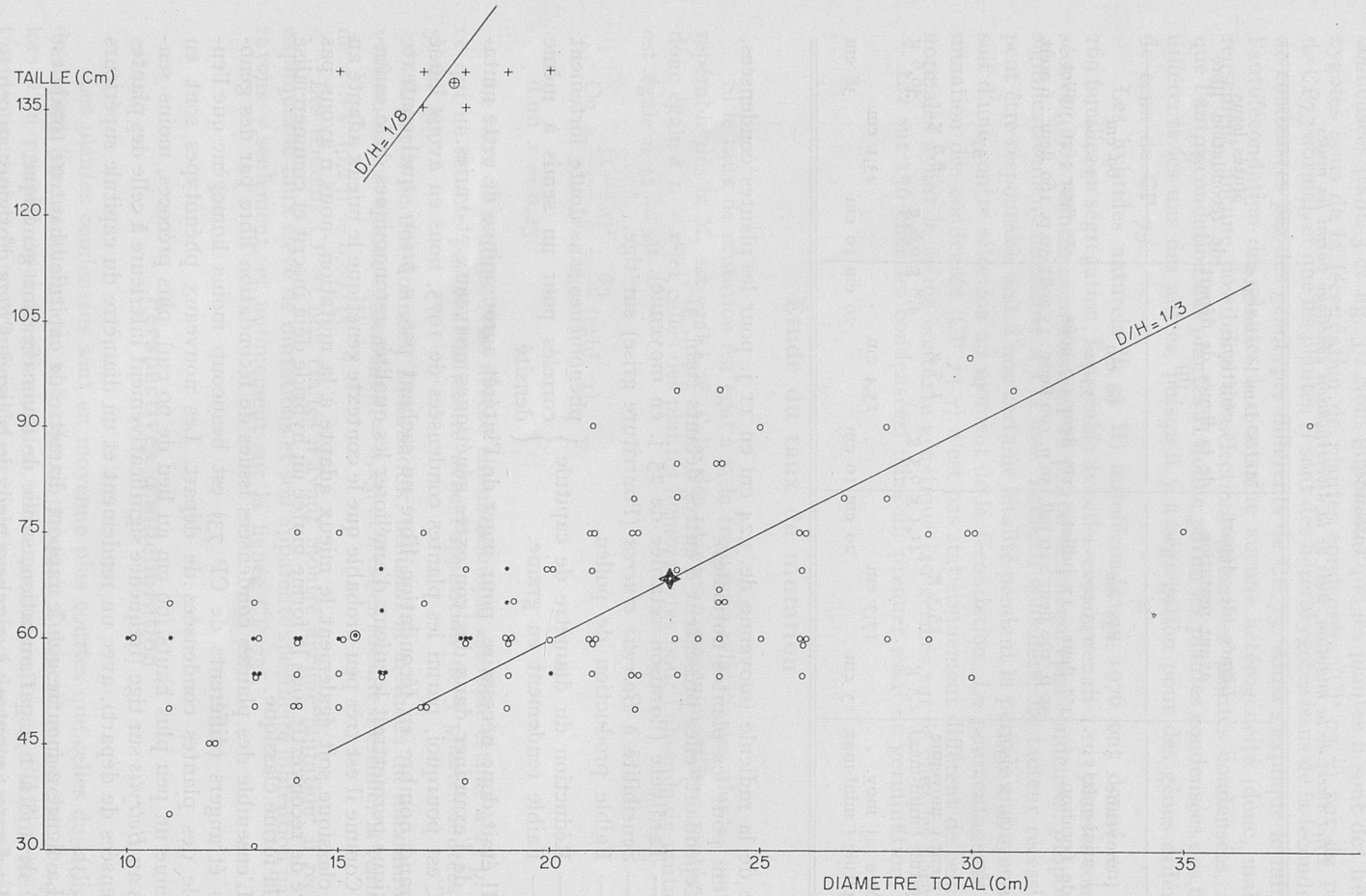


FIG. 2. — *Amélioration du rapport* $\frac{\text{Diamètre}}{\text{Hauteur}} \left(\frac{D}{H}\right)$ *par mutation puis intégration dans des fonds génétiques divers.*

\+ CP 73 Témoin ● CP 73 Muté ○ Mutés issus de fécondation libre

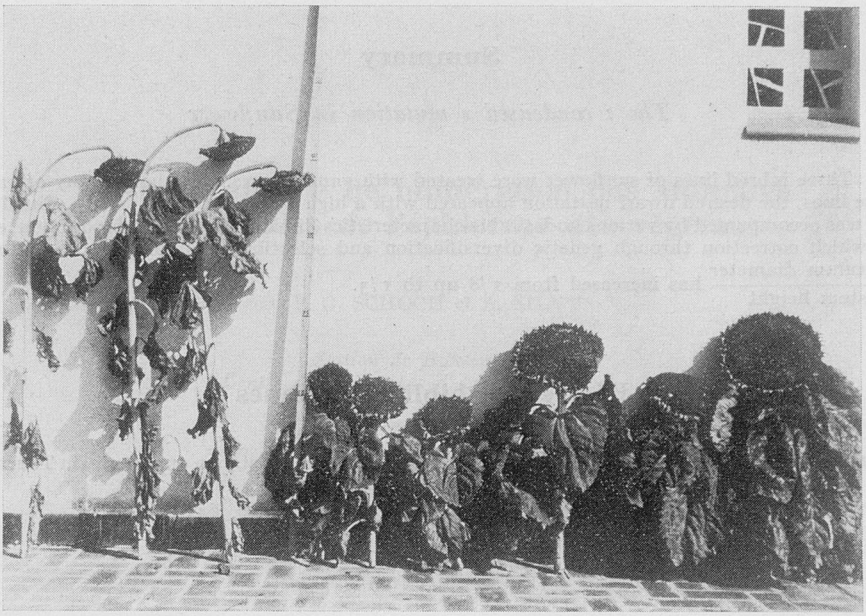


FIG. 3.

3 pieds de la lignée mutée dans le contexte génétique de départ; à droite, 3 pieds mutés issus de fécondation libre. On voit que l'installation de la mutation dans de nouveaux contextes génétiques a permis, en conservant à peu près la taille courte, de donner prise à la sélection notamment pour le diamètre du capitule.

Discussion

Les caractères concernés sont quantitatifs (puisqu'ils portent sur des caractères mesurables) et repérables dans tous les contextes génétiques mis en jeu par la fécondation libre où l'on distingue aisément le 1/4 de phénotypes récessifs en F_2.

La division de la taille par 2 s'accompagne ici de déséquilibres et inconvénients divers. Cependant, nous avons commencé à éliminer ceux-ci en faisant appel à la diversité génétique de l'ensemble de départ. En effet, il était hautement improbable que le génotype de départ fût parmi l'ensemble des génotypes de Tournesol, le plus favorable à une expression agronomiquement adaptée, donc satisfaisante, de la mutation.

Avec cette mutation pour une taille courte chez le Tournesol, nous avons un exemple de caractère monofactoriel quantitatif auquel il faudra certainement ajouter par sélection un ensemble de caractères comme la précocité, la résistance au Sclérotinia... (LECLERCQ, 1973) qui d'une façon générale contriburont à un nouvel équilibre intrinsèque de la plante. Fort heureusement, la variabilité génétique encore disponible dans le Tournesol nous donne, non pas la certitude, mais une chance raisonnable d'aboutir à un résultat acceptable pour les cultivateurs.

Reçu pour publication en janvier 1978.

Summary

The « condensed » mutation in Sunflower

Three inbred lines of sunflower were treated with gamma rays. In the progeny of one of these lines, the desired dwarf mutation appeared with a high frequency (23 p. 100). The dwarfing was accompanied by various undesirable characteristics (lateness, poor seed production, etc.), for which correction through genetic diversification and selection is in progress. The ratio $\frac{\text{capitulum diameter}}{\text{stem height}}$ has increased from 1/8 up to 1/3.

Références bibliographiques

LECLERCQ P., 1973. Influence de facteurs héréditaires sur la résistance apparente du Tournesol à *Sclerotinia*. *Ann. Amélior. Plantes*, **23** (3), 279-286.

LOVTRUP S., 1977. La crise du darwinisme. La *Recherche*, nº 80, 642-649.

DALEBROUX M. A. (Communication personnelle).

Ann. Amélior. Plantes, 1978, **28** (4), 455-461.

Méthode simple de numération des stomates et des cellules de l'épiderme des végétaux

P. G. SCHOCH et A. SILVY*

Station de Bioclimatologie,
Centre de Recherches d'Avignon, I.N.R.A.,
84140 Montfavet,
** Service de Radioagronomie, CEA,*
B.P.1, 13115 Saint-Paul-Lez-Durance, France

Résumé

La technique d'empreinte épidermique au collodion ramolli par l'acétone est améliorée en fixant le collodion sur une lame de verre par un ruban adhésif ou de la colle appropriée.

Introduction

L'observation des cellules épidermiques et notamment des stomates, si elle est facilitée par les microscopes à lumière incidente est également possible par des méthodes indirectes de prélèvement de l'épiderme (Muhle Larsen, 1968 par exemple), de fixation de la feuille (Herichova, 1974); d'empreintes avec des rubans adhésifs ou des silicones (Zelitch, 1961; Sampson, 1961; Groot, 1969) ou d'empreintes avec du collodion ramolli à l'acétone (Berger *et al.*, 1966).

Ces méthodes, bien que relativement simples, présentent souvent le défaut d'avoir un champ réduit au microscope car les préparations ne sont pas suffisamment planes. La technique proposée est une amélioration de la dernière citée en remédiant à ce défaut majeur.

Technique

Le principe consiste à prendre une empreinte de la surface de la feuille sur du collodion (acétate de cellulose) maintenu à plat sur une lame de verre. Du collodion (nom commercial : rhodoïd) en feuilles de 0,3 mm d'épaisseur est découpé

en rectangles de 2 × 3 cm ou en disques de 2 cm de diamètre. Ces morceaux sont fixés sur des lames porte-objet pour microscopie grâce à du ruban adhésif ou collés avec une colle transparente (nom commercial : ROCK). Il est également possible de découper directement dans une feuille de collodion de deux millimètres d'épaisseur des lames de la taille de celles habituellement utilisées en microscopie; l'épaisseur doit être suffisante pour éviter la déformation du collodion (S. de PARCEVAUX, communication personnelle). La feuille dont on désire étudier l'épiderme est pressée sur le collodion dont la surface a été ramollie par une goutte d'acétone. Après une ou deux minutes pour permettre le durcissement du collodion la feuille est retirée et la préparation peut être examinée soit directement, soit après coloriage en passant sur l'empreinte un crayon feutre coloré.

Cette méthode est avantageuse par sa simplicité et sa rapidité, mais surtout par le fait que l'empreinte est plane, donc facilement observable au microscope. De plus les empreintes sur disques collés se conservent sans déformation. En revanche la méthode est destructrice pour les feuilles. Ces dernières doivent être de préférence bien turgescentes. Les poils en excès doivent être éliminés, par exemple en les arrachant par l'intermédiaire d'un ruban adhésif (SLACK, 1974).

Utilisation de la technique

Cette technique a été utilisée avec succès pour l'étude de la dynamique de croissance des feuilles (SCHOCH, 1972) et pour mettre en évidence l'importance du facteur lumière dans le déterminisme de la formation des stomates (SCHOCH, 1972; SCHOCH et ZINSOU, 1975). Elle a été aussi employée dans une étude des anomalies de l'épiderme de la première feuille des plantules d'orge après irradiation des graines aux rayons γ (SILVY, en préparation). A noter que cette méthode est également utilisable dans de nombreuses occasions pour étudier l'état des surfaces.

Reçu pour publication en mai 1978.

Summary

A simple method for counting stomata and cells of plant cuticles

A simple and fast method is proposed to obtain flat prints of leaf epidermises which are easy to observe by transmitted light microscopy. The principle consists in taking an impression of the leaf surface on collodion placed on a microscopic slide with adhesive tape or glued on the slide with a transparent glue.

Références bibliographiques

BERGER A., FOULETIER B., LUCK H. B., 1966. Une technique pour recherches histogénétiques et biométriques. *Naturalia Monspeliensia*, **17**, 15-19.

GROOT J., 1969. The use of silicone rubber plastic for replicating leaf surfaces. *Acta Bot. Neerl.*, **18** (6), 703-708.

HERICHOVÁ A., 1974. Method for studying of the amount and of the size of stomata. *Physiol. Plant.*, **8**, 93-96.

MUHLE LARSEN C., 1968. Le développement des stomates chez le genre *Populus* au cours de l'accroissement des feuilles. *Silvae Genet*, **17**, 73-82.

SAMPSON J., 1961. A method of replicating dry or moist surfaces for examination by light microscopy. *Nature*, **191**, 932-933.

SCHOCH P. G., 1972. Effects of shading on structural characteristics of the leaf and yield of fruit in *Capsicum annuum L. J. Amer. Soc. hort. Sci.*, **97** (4), 461-464.

SCHOCH P. G., 1972. Variation de la densité stomatique de *Capsicum annuum L.* en fonction du rayonnement global. *C. R. Acad. Sc., Paris*, Série D, **274**, 2496-2498.

SCHOCH P. G., ZINSOU C., 1975. La lumière : facteur important dans le déterminisme de la formation des stomates. *C. R. Acad. Sc., Paris*, Série D, **280**, 1563-1566.

SLACK E. M., 1974. Studies of stomatal distribution on the leaves of four apple varieties. *J. hort. Sci.*, **49**, 95-103.

ZELITCH I., 1961. Biochemical control of stomatal opening in leaves. *Proc. U.S. Nat. Acad. Sci.*, **47**, 1423-1433.

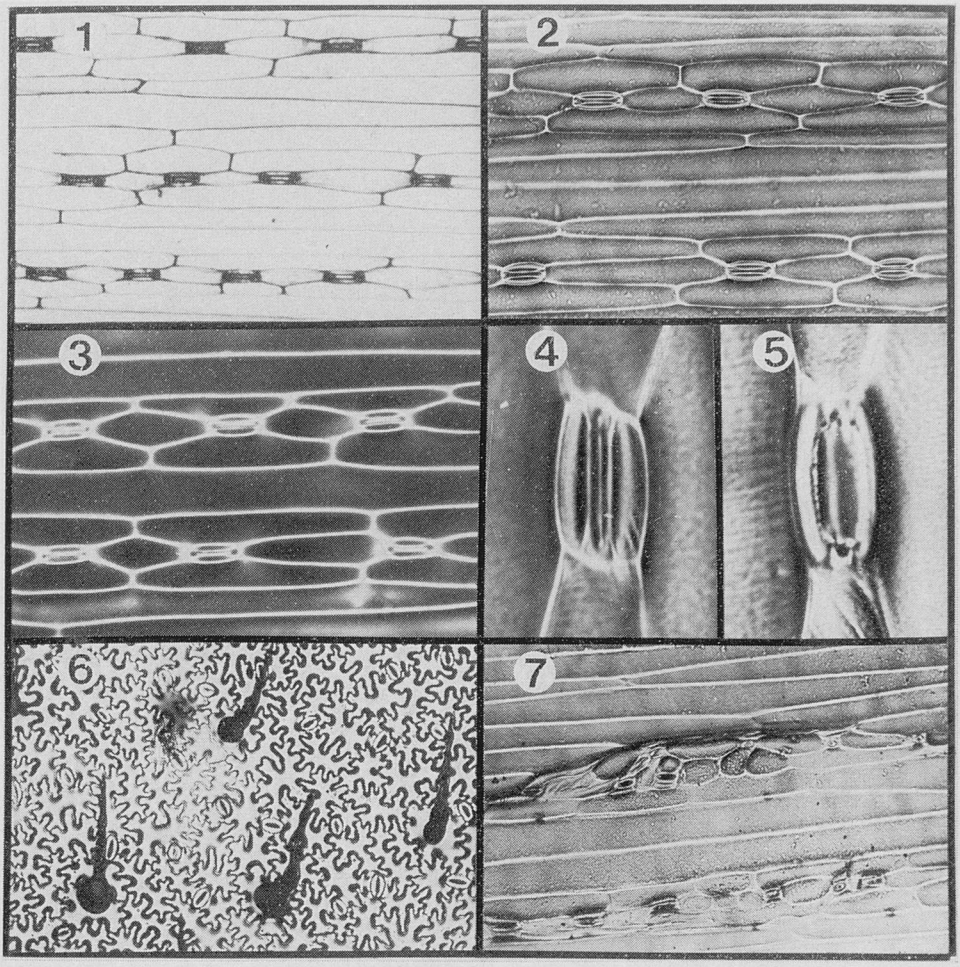


PLANCHE I

— *Épiderme de la face inférieure de la première feuille de plantule d'Orge*:

Photo 1 : Épiderme arraché (× 60).
Photo 2 : Empreinte sur du collodion (× 60).
Photo 3 : Empreinte sur du collodion après coloriage (× 60).
Photo 4 : Stomate fermé (× 200).
Photo 5 : Stomate ouvert avec empreinte de la cavité sous-stomatique (× 200).
Photo 7 : Empreinte sur collodion comme celle de la photo 2 après exposition des grains d'Orge aux rayons γ (20 kR).

— *Épiderme de la face inférieure d'une feuille de Tomate avec des poils* :

Photo 6 (× 350)

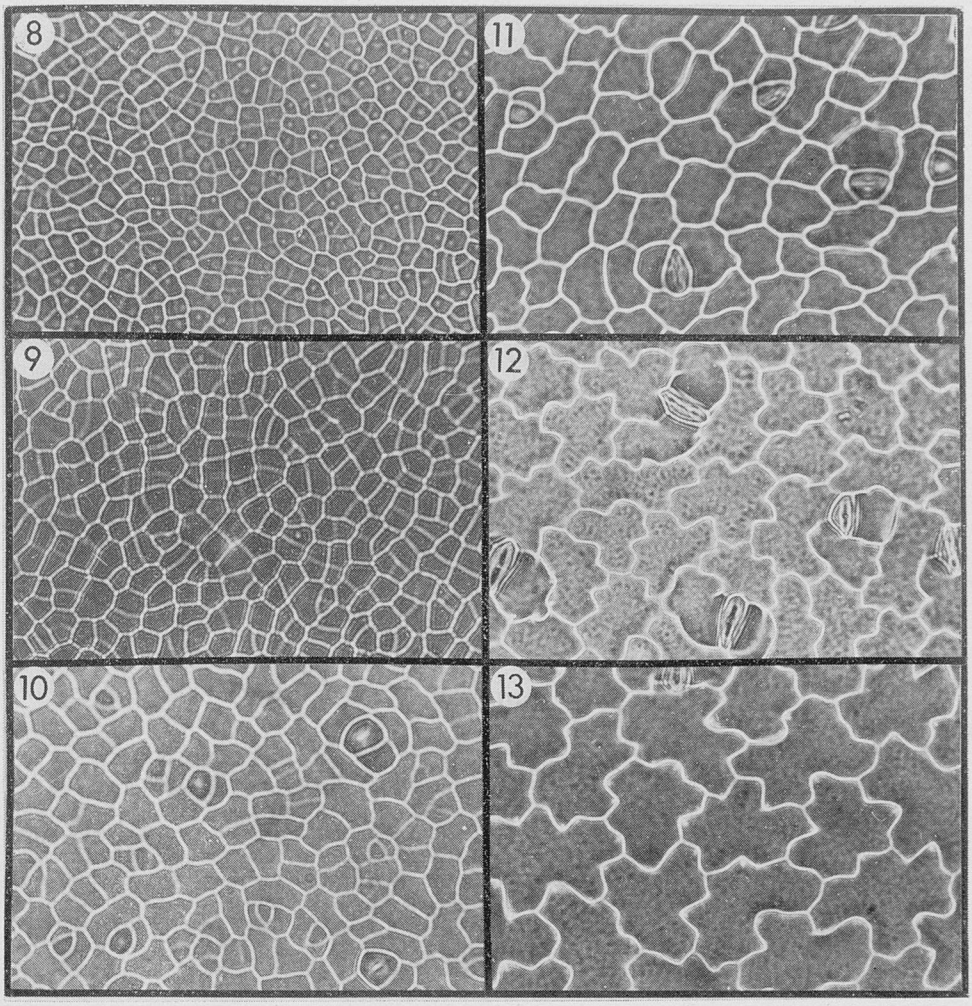


Planche II

— *Empreintes de l'épiderme de la face inférieure de la 7e feuille de Piment* (Capsicum annuum *L.*). *Évolution au cours de la croissance* (× *125*).

Photos 8-9 : Stade primordial, nombreuses divisions cellulaires (surface moyenne des cellules : 150 μm^2).

Photo 10 : Fin du stade primordial, formation des stomates, début de l'expansion cellulaire (surface moyenne des cellules : 250 μm^2).

Photo 11 : Fin de la formation des stomates (350 μm^2).

Photos 12-13 : Expansion cellulaire (1 500 μm^2 et 4 600 μm^2).

Ann. Amélior. Plantes, 1978, **28** (4), 463-474.

Note technique

Résultats d'un cycle de sélection généalogique pour la teneur en protéines du grain de maïs[1]

M. DERIEUX et Y. MONTALANT

Laboratoire de Génétique et d'Amélioration des Plantes, I.N.R.A., Estrées-Mons, 80200 Péronne

Résumé

Un cycle de sélection généalogique à partir d'un géniteur riche en protéines de l'Illinois (IHP) a permis d'obtenir des lignées à teneur en protéines élevée (16 à 21 p. 100). Elles se caractérisent par une date de floraison assez tardive (de + 5 jours à + 17 jours par rapport à F7), un grain assez petit et une très bonne résistance à la verse.

Ces lignées croisées entre elles donnent des hybrides dont la teneur en protéines atteint 14 à 15 p. 100 mais dont le rendement est assez faible. Croisées par le matériel normal, ces lignées donnent des hybrides (précocité FAO 200-250) dont la valeur agronomique est équivalente à celle des meilleures variétés classiques, avec une teneur en protéines du grain légèrement améliorée (environ 1 point).

La qualité de ces protéines ne paraît pas sensiblement modifiée.

Enfin cet avantage ne semble s'exprimer que dans des conditions de nutrition azotée non limitante.

Le grain de Maïs est relativement pauvre en protéines (environ 10 p. 100). Il nécessite par conséquent une complémentation coûteuse pour l'alimentation des animaux. Il serait donc intéressant d'augmenter à la fois la quantité et la qualité des protéines contenues dans le grain.

Dans nos conditions, les tentatives d'amélioration de la teneur en lysine ont jusqu'à présent été des échecs, peut-être parce que l'utilisation des gènes opaque 2 et floury 2 a souvent été tentée par introduction directe dans les génotypes

[1] Ce travail a été réalisé de 1966 à 1973 à la Station d'Amélioration des Plantes I.N.R.A. de Versailles avec la collaboration technique de A. BURGOFFER, de 1974 à 1977 au Laboratoire d'Amélioration des Plantes I.N.R.A. de Péronne avec la collaboration technique de D. DORVILLEZ et J. B. DUBURCQ.

existants ou, en tous cas, par sélection généalogique sur une base génétique étroite. Par contre la sélection pour la teneur en protéines, caractère à hérédité complexe, a donné des résultats plus encourageants. Les résultats exposés ici montrent qu'il est possible, toutes choses égales par ailleurs, d'augmenter légèrement la teneur en protéines du grain de Maïs.

L'amélioration de la teneur en protéines du grain se heurte à de nombreuses difficultés : Relation négative entre quantité de protéines du grain et qualité de ces protéines (teneur en lysine) (DECAU et PUJOL, 1974), instabilité de la teneur en protéines suivant les conditions de milieu (ROUSSET, 1978), mais la principale difficulté est la relation négative qui existe entre productivité et teneur en protéines (DUDLEY *et al.*, 1977).

Les principaux travaux sur ce problème ont été menés à l'Université d'Illinois (U.S.A.) par ALEXANDER, DUDLEY et leurs collaborateurs. Ces auteurs ont obtenus, par sélection récurrente pour ce caractère durant 70 générations, des géniteurs dont le grain contient 5,8 p. 100 de protéines (Illinois Low Protein = ILP) quand la sélection a été faite pour les faibles teneurs, 26,1 p. 100 de protéines (Illinois High Protein = IHP) quand la sélection a été faite pour les fortes teneurs. Par ailleurs, la sélection après 70 générations est encore efficace et, en appliquant une sélection inverse après 48 générations ils ont ramené la teneur à 10,6 p. 100 dans un cas (Reverse High Protein) et à 11,2 p.1 00 dans l'autre (Reverse Low Protein). Nous avons utilisé comme géniteur la population IHP issue de ce programme.

Matériel et méthodes

Deux croisements ont été réalisés en 1966 par X. LASCOLS avec le géniteur « Illinois High Protein » (IHP) :

$$(F7 \times F2) \times IHP = FFIHP \text{ et } (W325A \times F101) \times IHP = DDIHP$$

F7 × F2 sont des lignées I.N.R.A. précoces à grain corné.
F101 est une lignée I.N.R.A. précoce à grain denté.
W325A est une lignée Wisconsin précoce à grain denté.

Le géniteur IHP est tardif à grain denté, blanc, contenant environ 25 p. 100 de protéines.

Une sélection généalogique classique a été effectuée par autofécondations successives. Les principaux critères de sélection appliqués sont : la vigueur au départ, la précocité de floraison, la maturité et l'état sanitaire des épis, la résistance à la verse parasitaire et à la verse mécanique. En plus de ces critères habituels, nous avons introduit de la génération F_2 à la génération F_7, la teneur en protéines et le poids du grain.

A partir de la génération F_5, ce matériel a été étudié en croisement avec un testeur hybride simple à grain denté pour l'origine FFIHP, à grain corné pour l'origine DPIHP. Sur ces hybrides ont été notés essentiellement la date de floraison, le rendement, l'humidité à la récolte, la sensibilité à la verse et la teneur en protéines du grain.

Les analyses ont été effectueés au Laboratoire des protéines et des acides aminés, Physiologie végétale, I.N.R.A. Versailles (J. BAUDET) par la méthode KJELDAHL pour l'azote, par la méthode Prometer pour la plupart des teneurs en lysine, par chromatographie pour les spectres d'acides aminés.

Résultats

1. — *Lignées obtenues*

De ce programme ont été retenues 5 lignées dont les différentes caractéristiques figurent dans les tableaux 1 et 2.

TABLEAU 1

Caractéristiques des lignées obtenues(1)
(4 années d'observation)

Lignées	Origine	Date de floraison femelle	Pourcentage de protéines (3 années)	Poids de 1 000 grains (g) (2 années)	Coloration du grain
A	DPIHP	+ 17 jours	15,9	185	Blanc
B	FFIHP	+ 7	15,9	182	Jaune
C	FFIHP	+ 5	16,3	110	Jaune
D	FFIHP	+ 16	(16,8)(*)	(110)	Jaune
E	FFIHP	+ 12	21,5	127	Jaune
F7	Lacaune	0	12,1	200	Jaune

(*) Une donnée manquante.

TABLEAU 2

Caractéristiques des lignées obtenues
(4 années d'observation)

	Vigueur du départ	Verse végétation	Verse parasitaire	Épis				
				Fertilité	Santé	Maturité	Longueur cm	Nombre de rangs
A	3,5	8	8	7	7	7	9	12
B	4,5	6	7	6,5	6,5	7,5	12	10-12
C	4,4	6	7	6,5	7	8	12	12
D	3,5	8	7,5	6	6,5	7	11	12
E	4,0	7	7	7	6,5	7	10	12-14
F7	6,0	9	4	9	9	9	14	12

(1) Ces lignées ont été codées pour préserver le droit à la Protection des obtentions végétales.

1.1. — *Teneur en protéines*

L'amélioration obtenue est importante. Par rapport à 12 p. 100 pour une lignée normale (F_7), on obtient des teneurs comprises entre 15,9 et 21,5 p. 100.

1.2. — *Poids du grain*

La teneur en protéines résulte du rapport :

$$\frac{\text{poids de protéines}}{\text{poids de protéines} + \text{poids d'amidon} + \text{divers}}$$

La façon la plus simple d'augmenter ce rapport est de diminuer la production d'amidon, donc le poids du grain. Cela expliquerait sans doute en partie les résultats obtenus par les chercheurs de l'université d'Illinois (ALEXANDER *et al.*, 1969; DUDLEY *et al.*, 1977; DUDLEY et LAMBERT, 1969).

Ces lignées ont quand même un poids du grain plus faible que les lignées normales (tabl. 1).

1.3. — *Caractéristiques agronomiques*

Ces lignées sont assez tardives de + 5 à + 17 jours par rapport à F7. Il faut noter par ailleurs leur excellente résistance à la verse parasitaire (peut-être en partie due à leur tardiveté).

2. — *Teneur en protéines chez les hybrides*

2.1. — *Effet de xénie.*

Les tableaux 3 et 4 montrent que le pollinisateur n'entraîne pas de différence de teneur en protéines du grain. Il n'y a donc pas d'effet de xénie et les hybrides à teneur en protéines améliorée peuvent être cultivés sans isolement particulier.

2.2. — *Teneur en protéines des hybrides*

Il existe une liaison négative entre productivité et teneur en protéines. Le niveau de productivité des hybrides étant nettement supérieur à celui des lignées,

TABLEAU 3

Hybrides riches en protéines
Teneur en protéines 1973 — Effet de xénie

	Croisement par F7	Autofécondation
Moyenne de 25 hybrides (IHP × IHP)	15,99	15,71
Moyenne de 25 hybrides (IHP × normal)	14,52	14,20
Moyenne de 10 témoins normaux	11,32	

TABLEAU 4

Effet de xénie — Mons 76 — Pourcentage de protéines

	CP 170	LG 11	HTV 216	Moyenne
Autofécondations	13,6	13,3	14,3	13,8
Fécondations libres	12,6	14,3	13,1	13,4
Fécondations libres ensachées après fécondation	12,5	12,6	14,9	13,3
Croisements par A	14,1	12,2	—	13,7
par F7	—	—	14,8	
Moyenne	13,2	13,1	14,3	13,5

TABLEAU 5

Teneur en protéines des hybrides et des lignées constituantes

D × A	12,3 p. 100 de protéines
A	16,3
D	18,4
F 107 × F 120	8,3 p. 100 de protéines
F 120	10,3
F 107	12,7

leur teneur en protéines est inférieure. Le tableau 5 donne deux exemples sur un essai réalisé à Versailles en 1972.

La teneur en protéines est étroitement liée au poids du grain. Sur 25 hybrides à Versailles en 1972, on obtient un cœfficient de corrélation $r = -0{,}95$.

2.3. — *Effet du sens de production des semences hybrides sur la teneur en protéines et la production protéines/ha.*

Un essai réalisé à Mons en 1976 montre qu'il y a un léger effet du sens de production des semences hybrides sur la teneur en protéines (tabl. 6). Cet effet

TABLEAU 6

Effet du sens de production des semences sur la teneur en protéines et la production protéines/ha en qx

	A × F2	A × CM7	A × W401	Moyenne
A mâle	12,4 (7,4)	14,0 (5,9)	15,0 (7,6)	13,8
A femelle	12,8 (6,0)	14,6 (6,3)	15,1 (7,5)	14,3
Moyenne	12,6	14,3	15,0	

est en réalité la conséquence d'une diminution, parfois importante du rendement due à la mauvaise qualité des semences produites sur la lignée dont les grains murissent mal à cause de sa tardiveté. Cela est illustré par la diminution de la production de protéines en qx/ha (chiffres entre parenthèses dans le tabl. 6).

2.4. — *Teneur en protéines des hybrides « classiques ».*

En 1972, à Versailles nous avons étudié la teneur en protéines de 200 hybrides trois-voies en cours de sélection (1). La teneur en protéines varie de 7,3 p. 100 à 10,8 p. 100 pour une série, de 8,3 à 11,2 pour une autre. La production de protéines/ha varie de 5,1 à 7,7 qx dans un cas et de 4,9 à 7,6 dans l'autre.

Ces résultats semblent montrer qu'il y a une variabilité non négligeable dans le matériel « normal ». Toutefois ils correspondent à une seule analyse en un seul lieu et il faudrait les confirmer dans d'autres conditions.

3. — *Valeur en hybrides des lignées à haute teneur en protéines (IHP)*

3.1. — *Hybrides entre lignées « IHP »*

La teneur en protéines de ces grains est intéressante : 14 à 15 p. 100 (tabl. 7).

Malheureusement, ces hybrides sont peu productifs, sans que l'on puisse faire la part de ce qui est dû à la corrélation négative rendement-productivité et de ce qui est dû à la consanguinité entre lignées issues d'un même géniteur (IHP).

La production protéines/ha de ces hybrides est cependant égale ou supérieure à celle des hybrides normaux.

TABLEAU 7

Hybrides entre lignées IHP

	Rendement qx/ha	P. 100 eau	P. 100 verse	P. 100 protéines	Protéines qx/ha
1974 : *Versailles + Boigneville* :					
E × A	60,2	37,2	11,1	14,2	7,2
LG 11	85,5	35,6	26,9	9,9	7,2
1973 : *Versailles* :					
C × A	68,1	33,9	2,2	15,2	8,7
I.N.R.A. 260	79,6	34,5	5,1	11,0	7,5

3.2. — *Hybrides entre lignées « IHP » et lignées normales*

Le tableau 3 montre que la teneur en protéines des hybrides entre lignée « IHP » et lignée « normale » est intermédiaire entre celle des hybrides « IHP »

(1) Cette série d'analyses a été réalisée au Laboratoire de M. STARON, Pathologie végétale, I.N.R.A., Versailles.

et celle des hybrides « normaux ». Les hybrides de cette catégorie ont une valeur agronomique égale à celle des hybrides « normaux » et une teneur en protéines légèrement améliorée (de l'ordre de 1 point de protéines) (tabl. 8).

Un hybride de ce type (HTV216 = Bruex I.N.R.A. 210) a subi avec succès les épreuves d'inscription au Catalogue (tabl. 9 et 10).

TABLEAU 8

Hybrides entre lignée « IHP » et lignée ou hybride simple normaux

	Rendement qx/ha	P. 100 eau	P. 100 verse	P. 100 protéines	Protéine qx/ha
1974 : *Versailles + Boigneville* :					
A × (F7 × F2)	81,3	33,4	25	11,6	8,0
A × Fv192	79,2	34,1	25	12,9	8,7
LG 11	85,5	35,6	27	10,0	7,2
1972 : *Versailles* :					
A × Fv120.	81,1	40,3	13	10,1	7,0
D × Fv120	77,0	43,5	7	12,1	7,9
LG 11	78,0	38,1	25	9,5	6,3

TABLEAU 9

H.T.V. 216 = Bruex I.N.R.A. 210
Valeur agronomique — Teneur en protéines,
Résultats C.T.P.S. — 1976-1977

	Rendement	Précocité		P. 100 verse	Cotation	P. 100 protéines
		Floraison femelle en jours	P. 100 eau			
LG 11 . . .	68,4	+ 1,1	33,6	11,1	103,5	11,2
I.N.R.A. 240	67,4	+ 2,7	32,7	19,4	96,5	11,2
LG 7 . . .	60,1	0	32,0	7,7	93,5	10,8(*)
H.T.V. 216 .	67,0	+ 3,4	31,8	9,8	105,6	12,2

(*) Réseau d'essais partiellement différent.

4. — *Qualité des protéines*

La composition en acides aminés n'est pas sensiblement modifiée (tabl. 11 et 12).

Dans le tableau 11, la quantité de lysine correspondant à LG11 est anormalement faible. On retient en moyenne pour les hybrides normaux (BAUDET *et al.*, 1966) 2,6 g de lysine pour 16 g d'azote.

TABLEAU 10

Résultats H.T.V. 216 = Bruex I.N.R.A. 210
Moyenne 8 essais sur 5 ans : Versailles 72 (1), Versailles 73, Mons 73, Versailles 74 (2)
Boigneville 74 (3), Mons 75 (4), Mons 76 (5), Boigneville 76 (6)

	Rendement Qx/ha	P. 100 eau	P. 100 verse	Poids de 1 000 grains en g (1976-77)	Taux de protéines							Qx/ha Protéines
					(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)	Moyenne	
CP 170	73,8	31,1	21,9	(314)(1)	10,1	9,2	11,1	9,9	12,0	11,8	10,7	7,9
LG 11	78,9	35,0	19,8	266	9,5	9,6	11,9	10,7	12,2	12,2	11,0	8,7
H.T.V. 216 . . .	77,6	33,7	13,8	251	11,6	11,6	12,9	11,8	14,1	13,0	12,5	9,7

(1) Donnée calculée à partir d'autres essais.

TABLEAU II

Composition en acides aminés (récolte 72 Versailles)

	LG 11	HTV 216
(N × 6,25) p. 100 MS	9,5	11,4
Gly	3,65	3,4
Ala	7,85	7,75
Val	4,65	4,3
Leu	14,05	14,0
Ile	3,5	3,2
Ser	4,55	4,65
Thr	3,6	3,55
Tyr	4,0	3,85
Phe	5,05	4,80
Pro	8,95	9,15
Met	2,05	2,0
Cys	1,8	1,95
Lys	2,0(*)	2,65
His	2,55	2,8
Arg	4,0	4,6
Asx	7,0	7,2
Glx	19,4	19,5

(*) Chiffre anormalement faible.

TABLE 12

Teneur en lysine (récolte Versailles 74)

	Rendement qx/ha	P. 100 eau du grain	P. 100 protéines	Lysine g/16 g N
LG 11	95,4	36,9	9,6	2,8
HTV 216	92,3	34,3	11,6	2,5

Discussion et conclusion

Ces résultats montrent que l'on peut, à rendement égal, augmenter légèrement la production de protéines. Les céréales classiques ont un taux de protéines supérieur à celui du Maïs. J. POLY (1977) estime la différence à 1 à 2 points. Ces hybrides permettraient donc de combler la plus grande partie de cet écart.

Le poids du grain est légèrement plus faible que celui des variétés classiques (tabl. 10). Cela pourrait expliquer la rapidité de dessèchement du grain, la surface

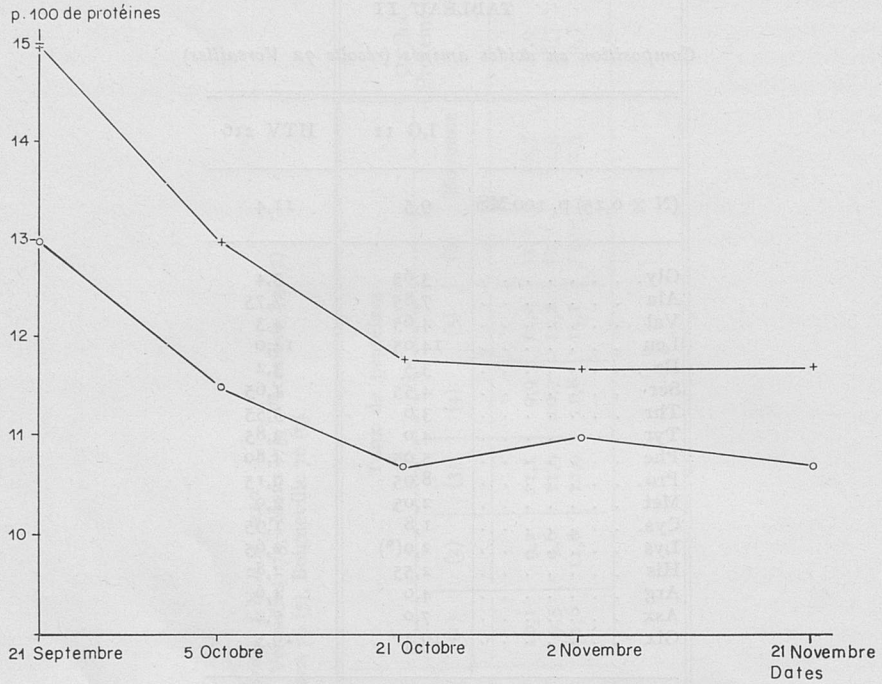


FIG. 1. — *Évolution de la teneur en protéines avec l'âge du grain*

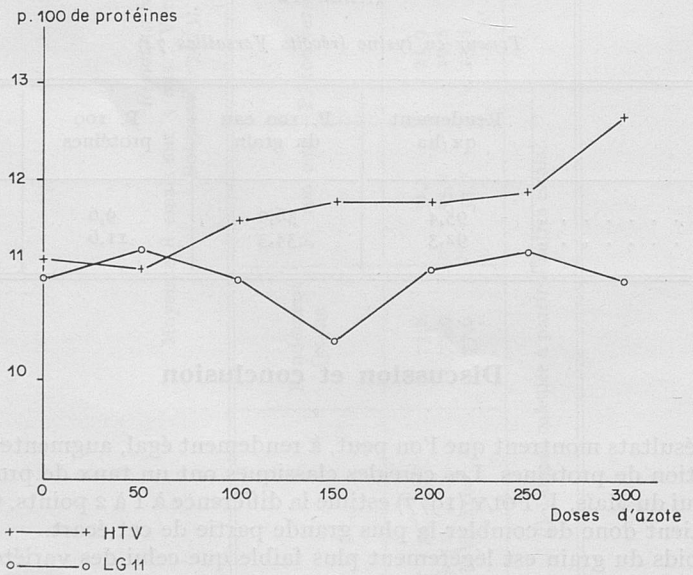


FIG. 2. — *Teneur en protéines du grain en fonction de la quantité d'azote apportée*

d'échange étant plus importante à poids de grain égal. Il en résulte également un nombre d'embryons plus grand et une surface plus grande de la couche à aleurone, donc une explication possible de la meilleure teneur en protéines.

Enfin, l'amélioration de la teneur en protéines du grain ne semble pas entraîner une amélioration nette de la teneur en protéines de la plante entière, ni résulter d'une répartition différente des protéines dans les diverses parties de la plante, puisque les corrélations N tiges-N grain ne sont pas systématiquement négatives (GALLAIS, 1978).

Nous nous sommes aussi intéressés au comportement agronomique de ces variétés, en particulier à l'évolution de la teneur en protéines du grain et à l'utilisation de la fertilisation azotée (DECAU *et al.*, 1977).

Thérèse MOUREAUX et J. LANDRY (1972), ont montré que, sur « I.N.R.A. 260 », la teneur en azote décroît de 2,86 (17,9 p. 100 de protéines), 2 semaines après la floraison à 1,71 (10,7 p. 100 de protéines), 13 semaines après la floraison. La diminution de la teneur en protéines est plus importante pour la variété à teneur en protéines améliorée. Par exemple, en 1977, entre le 43e jour et le 102e jour après floraison, LG11 passe de 13,0 à 10,7 p. 100 (soit une différence de 2,3) alors que HTV 216 passe de 15,0 à 11,7 (soit une différence de 3,3) (fig.1).

En 1977, un essai dans lequel des doses d'azote de 0 à 300 unités ont été apportées, montre que l'amélioration de la teneur en protéines du grain à la récolte n'est effective que si l'azote est disponible en quantité suffisante dans le sol (fig. 2) (POLLMER *et al.*, 1978). La teneur en protéines de la variété témoin varie peu en fonction des doses d'azote, par contre celle de la variété améliorée HTV 216 augmente assez régulièrement.

L'étude du comportement agronomique de cette variété est poursuivie en 1978 par l'étude de l'effet d'apports fractionnés d'azote. ZINK et WILBERG, 1976, ont montré que des apports tardifs d'azote augmentaient la teneur en protéines du grain de Maïs « opaque 2 ».

Ce travail se poursuit en utilisant des géniteurs différents pour pouvoir effectuer une sélection réciproque réelle, et obtenir au niveau des hybrides le maximum d'hétérosis.

Recu pour publication en juillet 1978.

Remerciements

Que MM. BANNEROT et BAUDET soient ici remerciés pour l'intérêt qu'ils ont porté à ce travail.

Summary

Results of one cycle of pedigree breeding for protein content of maize grain

The protein content of Maize grain is relatively poor. It would be interesting to increase the amount and the quality of the grain proteins.

Until now the breeding for grain protein quality gives no results, but this paper relates some advantageous results for protein content.

The main work on this problem have been realized in Illinois University by ALEXANDER, DUDLEY *et al.* Our work uses as genitor the population IHP = Illinois High Protein.

Two crosses were conducted:(F7 × F2) × IHP, (W325A × Fv101) × IHP.

Grain weight and protein percentage were added to classical criteria and combining ability was studied since F_5 generation.

Five inbred lines were obtained (tabl. 1 and 2). Protein content is included between 16 and 21 p. 100, grain weight is low and date of silking is 5 to 17 days after the early flint inbred F_7.

There is no xenia effect (tabl. 3 and 4). Protein content is negatively correlated with yield, consequently protein content of hybrids is lower than in inbred lines (tabl. 5).

The hybrids between improved inbred lines have a good protein content but a poor yield (tabl. 7) perhaps because these inbred lines have a common parent (IHP). The hybrids between these inbred lines and classical material have the same agronomical value as the best commercial varieties and their protein content is something better (1 point) (tabl. 8). A three way cross HTV 216 = Bruex « I.N.R.A. 210 » (200-250 in FAO maturity rates) gives good results in official testing during 1976 and 1977 (tabl. 9 and 10).

It seems that the protein content of the whole plant is not increased.

The grain weight is lightly lower than in the normal varieties. That could explain the fast drying and the increase of protein content by increasing the embryo number and the relative area of aleurone layer.

The amino-acids composition is not different (tabl. 11).

The evolution of the protein content of this improved hybrid during the maturation is the same as normal hybrids, but the difference is decreasing during grain maturation (fig. 1).

The difference between normals hybrids and this improved one is reduced when nitrogen fertilisation is not enough (fig. 2).

Références bibliographiques

ALEXANDER D. E., DUDLEY J. W. and LAMBERT R. J., 1971. The modification of protein quality of Maize by breeding. *Proc.* **5***th Meeting Maize Sorghum Sect. Eucarpia*, KOVACS I. (Ed.), Budapest 1969, 33-43.

BAUDET J., MOSSE J., LANDRY J. et MOUREAUX Thérèse, 1966. Étude sur les protéines du Maïs. I. Composition en acides aminés des fractions azotées du grain. *Ann. Physiol. vég.*, **8**, 321-329.

DECAU J., PUJOL B., 1974. Effets comparés de l'irrigation et de la fumure azotée sur les productions qualitative et quantitative de Maïs de variétés différentes. III. Qualité protéique et valeur des récoltes. *Ann. Agron.*, **25** (1), 93-111.

DECAU J., COMBRET M., PUJOL B., 1977. Effet de fertilisations azotées de différents niveaux rotation céréalière dans le sud-ouest de la France. I. Production de grain et de protéines. *Ann. Agron.*, **28** (3), 313-328.

DUDLEY J. W., LAMBERT R. J. and de la ROCHE I. A., 1977. Genetic analysis of crosses among corn strains divergently selected for percent oil and protein. *Crop Sci.*, **17** (1), 111-116.

DUDLEY J. W., LAMBERT R. J., 1969. Genetic variability after 65 generations of selection in Illinois high oil, low oil, high protein, and low protein strains of *Zea mays* L. *Crop Sci.*, **9** (2), 179-181.

GALLAIS A., 1978. (Communication personnelle).

MOUREAUX Thérèse et LANDRY J., 1972. La maturation du grain de Maïs. Évolution qualitative et quantitative des différentes formes azotées. *Physiol. vég.*, **10** (1), 1-18.

POLLMER W. G., EBERHARD D., KLEIN D. and DHILLON B. S., 1978. Studies on Maize hybrids involving inbred lines with varying protein content. *Z. Pflanzenzüchtg.*, **80**, 142-148.

POLY J., 1977. L'approvisionnement de la France en aliments riches en protéines destinés aux animaux domestiques. I.N.R.A., novembre 1977.

ROUSSET M., 1978. Le blé fourrager : création de variétés de blé à haute valeur nutritionnelle. *Bull. techn. Inform.*, **327**, 77-91.

ZINK F., WILBERG E., 1976. Effect of a late nitrogen application on grain protein of a rich in lysine maize hybrid. *Z. Pflanzenernährung Bodenkunde*, **139** (2), 229-238.

Ann. Amélior. Plantes, 1978, **28** (4), 475-476.

Information

In the world of plant breeding and genetics a new phenomenon appeared recently: the ASSINSEL Award.

The international Organisation of Plant Breeders for the Protection of Plant Varieties, ASSINSEL, decided to create this Award for scientists whose basic research work made a considerable contribution to the improvement of plant breeding methods for the benefit of agriculture and horticulture.

This Award will be granted every four years, starting from 1978, on recommendation of an independent jury consisting of University professors in Plant Breeding and Genetics, viz. prof. dr. Y. DEMARLY from Paris, France, prof. dr. G. RÖBBELEN from Göttingen, Germany, and prof. dr. ir. J. SNEEP from WAgeningen, Netherlands

The 1978 Congress of ASSINSEL, to be held in Hamburg, German Federal Republic, from 29 till 31 May, is to honour M. André C. GALLAIS from France with the new Award, amounting to wiss francs 5 000, for his out-standing thesis, based on observations with lucerne (alfalfa), a biometrical study on heterosis in an allogamic autotetraploid species.

GALLAIS' work proves, among others, that the optimal combination of characters leading to the highest agricultural value of a variety, is not necessarily a very uniform nor a very stable composition in a species like lucerne. The implications of this may lead to entirely different ways of breeding, and may even start a new discussion on the traditional concept of the meaning of the word « variety ».

M. André GALLAIS was born in 1940 in the Western part of France in the city of Ruffec, and is now after extensive studies in natural sciences, notably botanics, quantitative genetics and applied genetics, Head of Research in the National Institute of Agronomic Research, Lusignan, France.

Forty years ago it was felt by a small group of pioneers that new original developments of plant material should be protected by legal means in order to provide the atmosphere of security in which long term breeding projects can be initiated and accomplished. Successful breeding means progress on which our

well-being and our wealth depend very strongly, both in established and in deloping systems of society.

The inspiring, now regretted M. Ernest TOURNEUR from France, together with breeders from Holland, Germany and Denmark, founded ASSINSEL in November 1938 at Amsterdam in Holland. The president's office was taken over in 1967 by Dr. Carl-Ernst BUCHTING from Germany.

The principal objective of ASSINSEL was to obtain official international protection for new varieties of plants and to secure for plant breeders the reward for their original work on an international basis. The aims of ASSINSEL to day are still to make a contribution to the recognition of the importance and value of the plant breeder's profession and activities, and to defend the interest of breeders at international and national levels.

Twenty nations are represented in ASSINSEL, grouping 424 members. The activities of the organisation cover the fields of cereals, maize, forage grasses and forage legumes, vegetables, potatoes, sugar and fodder beets and grape vines.

The first major aim of ASSINSEL was fulfilled when the International Convention for the Protection of new Varieties of Plants was signed on the 2nd December 1961. Six nations signed, followed by three more the year after.

Soon national laws appeared in Great Britain, the Netherlands, Germany and Denmark. Today many other nations followed, adopting Plant Protection laws, and ratifying the Convention of Paris whose executive body, U.P.O.V. is seated in Geneva, Switzerland.

A different development took place in the U.S.A., when this nation issued a Plant Protection Act for sexually reproduced plants in 1970. A Diplomatic Conference, to be held in October 1978, is hoped to arrive at a conciliation of the principles of the two systems. Both are designed to grant the right of protection to plant breeders, thereby promoting progress in agriculture in the public interest. It can be expected that there may be in the near future one world wide coherent system of plant breeder's rights.

Ann. Amélior. Plantes, 1978, **28** (4), 477-478.

Chronique des livres

S. C. PEARCE. — *Introduction à la statistique en biologie.* Traduction de J. P. DOAZAN. I.N.R.A., Services des Publications, C.N.R.A., route de St-Cyr, 78000 Versailles (25 F).

« Les concepts mathématiques sont précis mais ils ne deviennent utiles qu'une fois appliqués et adaptés à la réalité; les concepts biologiques sont plus subtils mais parfois trop vagues pour se prêter à une vérification expérimentale. L'amalgame des deux types de concepts peut avoir des qualités que ne possèdent ni l'un ni l'autre séparément ».

« ... mes explications se fondent davantage sur l'analyse d'expériences que sur le calcul des probabilités. »

« Ce livre est en fait plus une étude de la méthode scientifique qu'un précis théorique de statistique ».

« Le livre s'adresse en premier lieu à des biologistes désireux d'utiliser des techniques statistiques dans leurs recherches et qui, soit n'y connaissent rien, soit ont suivi des cours qu'ils ont trouvé trop ardus ».

Ces quelques phrases extraites de la préface de S. C. PEARCE datent de 1965; qui peut nier qu'en 1978 elles soient toujours d'une brûlante actualité?

Un ouvrage de ce type doit être lu par des biologistes; mais pour en faire une lecture approfondie il est nécessaire que la langue ne constitue pas un écueil; c'est la raison d'être de cette traduction. On pourrait aussi souhaiter que des mathématiciens appelés à travailler avec des biologistes y jettent un œil attentif; certes ils n'apprendront pas des techniques nouvelles, mais ils feront connaissance avec un langage auquel l'enseignement qu'ils ont suivi les a peu habitués.

TABLE DES MATIERES

1. **Au commencement :** Les raisons que l'on a d'expérimenter et la mesure de la variabilité.

2. **Les estimées et les tests dans l'analyse de variance :** Pourquoi faire une analyse de la variance et comment adapter son interprétation pour répondre à différents types de questions.

3. **Analyse de variance pour les dispositifs orthogonaux :** Les principales classes de dispositifs expérimentaux. Comment ils peuvent faire gagner de la précision tout en maintenant l'utilisation de l'analyse de la variance.

4. **Une étude des hypothèses :** Les hypothèses implicites dans l'analyse de variance et comment on peut les satisfaire par des « transformations » des données. Ces transformations ont quelquefois une signification biologique et peuvent faciliter l'interprétation.

5. **Analyse de variance d'un dispositif arbitraire :** Même si l'on n'a pas employé des dispositifs du chapitre 3, il est souvent possible d'utiliser encore l'analyse de la variance.

6. **Analyse de variance pour certains dispositifs non-orthogonaux :** Description de certains dispositifs qui n'ont pas la rigidité de ceux du chapitre 3, mais qui sont encore fortement organisés. Ils facilitent l'expérimentation dans des conditions contraignantes.

7. **Données manquantes :** Le dispositif de l'essai était bien conçu et voilà que quelque chose ne va pas suivant le plan prévu; on montre que l'on peut sauver du naufrage une bonne partie de l'information désirée.

8. **Décomposition de la somme des carrés d'écarts traitements :** Si les traitements sont liés par une structure logique, on peut souvent pousser l'analyse de variance plus loin de manière à répondre à des questions plus précises.

9. **Interactions et confounding :** La décomposition décrite dans le chapitre 8 possède une forme particulièrement utile dans certains cas. On peut aussi, parfois, sacrifier un peu d'information de peu d'intérêt pour en savoir davantage sur des points plus importants.

10. **Corrélation et régression :** Jusqu'ici nous avons considéré les variantes individuellement; mais souvent, on désire connaître l'intensité et la nature de leur relations.

11. **L'analyse de covariance :** A partir du moment où l'on dispose des méthodes permettant de déterminer l'effet d'une grandeur sur une autre, il devient possible d'éliminer les effets de certaines sources de variation sans rapport avec l'essai.

12. **Méthodes multivariates :** Une description de l'analyse des composantes, qui a l'utilité de suggérer comment un certain nombre de grandeurs observées sont affectées par un nombre plus restreint de stimulus sous-jacents.

RECOMMANDATIONS AUX AUTEURS

Le manuscrit doit être dactylographié sur papier format 21 × 29,7, avec un double interligne, au recto seulement. Chaque page sera numérotée et des feuilles *séparées* seront utilisées pour les références bibliographiques, les tableaux, les légendes des figures et graphiques, etc.

Au début de chaque mémoire, on indiquera : — *le titre courant* pour les hauts de pages devra être fourn en 40 signes au maximum; — *le titre du mémoire;* il ne devra pas comporter d'abréviations ni de formules chimiques (sauf pour les isotopes); — *le nom des auteurs*, précédé des initiales du prénom pour les hommes, du prénom complet pour les femmes; — *le nom des techniciens* ayant collaboré à l'étude relatée, précédé de la mention : avec la collaboration technique de...; — *le nom de l'établissement*, dans lequel ont été effectuées les recherches et son adresse.

Les mémoires seront rédigés, autant que possible, d'après le plan ci-dessous :
a) *résumé* (250 mots max.) suffisamment précis pour que sa lecture renseigne sur la nature du travail et son importance; b) *introduction* dans laquelle on indique l'objet des recherches entreprises en relation avec les travaux déjà effectués dans le domaine; c) *techniques expérimentales et matériel utilisé*, en donnant, sous une forme concise, tous les détails nécessaires pour que le lecteur puisse répéter les expériences; d) *résultats*, à présenter de la manière la plus brève possible; e) *discussion et conclusion*; f) *titre et résumé* en anglais ou destinés à être traduits en anglais comportant une analyse *complète* de l'articie; g) *remerciements* pour les collaborateurs, les fonds, les dons...; h) *références bibliographiques*.

Les travaux originaux en anglais doivent présenter la même composition que les mémoires rédigés en français, mais ils comportent obligatoirement un résumé français *très complet*. Les figures, graphiques, tableaux et photographies seront sous-titrés en français.

Pour les autres documents (notes, mises au point, revues, rapports, etc.) l'auteur devra suivre un plan logique et le mettre en évidence par une titration appropriée.

Les références bibliographiques doivent être citées dans le texte de la manière suivante (Dupont et Duval, 1954). Lorsque la référence comporte plus de trois auteurs, seul le premier auteur sera mentionné, suivi de *et al.* A la fin de l'article, les références constituant la bibliographie doivent être citées par ordre alphabétique des noms d'auteurs, et par ordre de dates pour un même auteur.

Pour les articles : le (s) nom (s) de (s) auteur (s) suivis (s) des initiales du (des) prénom (s); la date de parution de l'article; le titre de l'article (dans la langue originale pour l'allemand, l'anglais, l'italien, l'espagnol et en français dans tous les autres cas, avec indication entre parenthèses de la langue d'origine, sauf si l'auteur étranger a sous-titré dans l'une des quatre langues menntionnées); le titre du périodique en abrégé, selon la *World List of Scientific Periodicals*, ou le *Bulletin Signalétique du C. N. R. S.*; le volume; la première et la dernière page de l'article.

Pour les ouvrages : le nom de l'auteur avec les initiales du prénom; la date de l'édition; le titre complet de l'ouvrage dans la langue originale, sans abréviations (pour les langues utilisant des alphabets autres que l'alphabet latin, la traduction du titre sera donnée entre parenthèses, avec mention de la langue d'origine); le volume; la première et la dernière page du paragraphe se rapportant aux résultats discutés, et, si l'on cite l'ouvrage en entier, le nombre de volumes et le nombre total de pages; le numéro de l'édition s'il y en a plusieurs; le nom de l'éditeur; le lieu de l'édition. Si l'ouvrage est collectif, on indiquera en plus le nom de l'auteur du chapitre cité, le nom des rédacteurs principaux, précédé de la mention « in », le titre de l'ouvrage.

La mention de « communications personnelles » ou « données non publiées » etc. doit être faite entre parenthèses. Lorsque l'auteur a relevé une référence dans une revue d' « Abstracts », le mentionner à la fin de la référence, entre parenthèses.

Les tableaux, dessins, graphiques, cartes, photographies, doivent être fournis à part. Les tableaux et figures doivent faire l'objet de deux numérotations distinctes, en chiffres arabes l'une et l'autre.

Les auteurs peuvent disposer leurs tableaux soit dans le sens de la largeur de la revue, soit dans le sens de la longueur. Dans le sens de la largeur, le total des signes et des espaces disponibles est de 100. Dans le sens de la longueur, il est de 155. Les tableaux en longueur, c'est-à-dire ceux pouvant disposer de 155 signes, ne seront admis que s'ils comprennent plus de 8 lignes de chiffres, de manière qu'une page entière de la revue ne soit pas occupée par un tableau très long et très étroit. Les graphiques ne doivent pas faire double emploi avec les tableaux.

Les légendes et les énoncés des graphiques et dessins doivent être dactylographiés sur une même feuille séparée et porter les numéros des figures.

Les graphiques, schémas, cartes, dessins d'appareils seront envoyés soit *à l'état définitif* soit *à l'état de projets*, leur exécution définitive étant confiée au Bureau de Dessin de l'I. N. R. A. Seules deux réductions à l'impression sont admises : *soit* × 0,5, *soit* × 0,25.

Il est rappelé que le format utile des *Annales* est : 12,5 × 19 cm; ces dimensions ne doivent pas être dépassées.

Photographies : Il est recommandé de fournir des épreuves bien contrastées sur papier blanc, et de préférence en format 9 × 12. Si les photographies doivent être associées pour constituer des planches, on adoptera les normes suivantes : 2 photos : 9 × 12; 4 photos : 9 × 5,5; 6 photos : 5,5 × 5,5. Dans ce cas chaque photo devra porter un numéro en chiffres arabes visible après clichage.

Les légendes des photographies doivent être dactylographiées sur une même feuille séparée et porter les numéros des figures.

Il est demandé d'indiquer sur le manuscrit, dans la marge, en regard du texte, l'emplacement souhaité des tableaux et figures.

Envoi du manuscrit : M. Rives, I.N.R.A., 11, rue Jean-Nicot 75007 Paris, France. On demande trois exemplaires.

Correction des épreuves : les épreuves que les auteurs recevront à corriger sont à retourner, après correction à Mme Mandon, Station de Génétique et d'Amélioration des Plantes, C.N.R.A., 78000 Versailles.

annales de l'amélioration des plantes

MINISTÈRE DE L'AGRICULTURE
I. N. R. A.
Centre de Recherches de RENNES
STATION D'AMÉLIORATION DES PLANTES
B.P. 29 - 35650 LE RHEU
Tél. : (99) 00.71.92

Bimestriel

1978

Vol. 28 - N° 5

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

Reproduction, même partielle, interdite sans autorisation des auteurs
et de l'Institut national de la Recherche agronomique
à l'exception des résumés

Ann. Amélior. Plantes, 1978, **28** (5), 479-491.

Analyse d'un croisement diallèle chez le Blé tendre pour l'étude de la résistance au Piétin-verse (*Cercosporella herpotrichoides* Fron)

G. DOUSSINAULT* et G. DOUAIRE**

**Station d'Amélioration des Plantes, I.N.R.A., Domaine de la Motte-au-Vicomte, B.P. 29, 35650 Le Rheu*

***Chaire de mathématiques, E.N.S.A., 65, rue de Saint-Brieuc, 35042 Rennes Cedex*

Résumé

Chez le Blé tendre, un essai diallèle à 9 variétés a été analysé pour le comportement vis-à-vis du Piétin-verse. Les observations ont été réalisées au stade plantule et au stade adulte. Cette analyse a permis de tirer les principales conclusions suivantes :

— Au stade plantule comme au stade adulte, la meilleure aptitude générale à la combinaison pour l'expression de la résistance est manifestée par VPM, géniteur issu d'*Aegilops ventricosa*. Cependant, au stade adulte « Cappelle » n'est pas significativement différent de ce géniteur. Bien que les classements aux deux stades ne soient pas bouleversés, il semble qu'aux systèmes génétiques déterminant le comportement au stade plantule se superposent d'autres systèmes qui influencent aussi l'expression de la résistance au stade adulte.

— Pour plusieurs croisements, le géniteur VPM_1 induit une résistance supérieure s'il est pris comme parent femelle, or son cytoplasme est celui d'*Aegilops ventricosa*.

— Au stade adulte, les croisements (VPM × « Cappelle ») et (« Cappelle » × VPM) ont une valeur supérieure à VPM ce qui laisse espérer la possibilité de sélectionner des transgressions dans la descendance de ce croisement.

Introduction

La résistance au Piétin-verse du Blé tendre est la résultante de trois facteurs principaux : la fréquence des contaminations pour une pression de l'inoculum déterminée, la résistance à la pénétration des gaines de la plante au stade jeune et la résistance à l'envahissement des tiges (Doussinault, 1973). La lignée VPM_1 issue de l'amphiploïde (*Aegilops ventricosa* × *Triticum persicum*) (Simonet, 1957) recroisé trois fois avec la variété « Marne » par Écochard et sélectionné pour le retour à 42 chromosomes et pour la résistance au Piétin-verse a été fixée

par N. MAIA, 1967, qui a montré que cette lignée avait un niveau de résistance élevée au Piétin-verse.

VPM_1 se montre supérieur aux autres variétés, surtout au stade plantule, aussi bien pour la fréquence des contaminations, que pour la résistance à la pénétration des gaines, mais sa résistance est encore insuffisante en cas de très fortes attaques. Aussi, il semble possible d'améliorer le niveau de résistance, connu chez VPM_1, surtout au stade adulte, par croisements avec des variétés de Blé tendre. Pour tenter de vérifier cette hypothèse, nous avons réalisé un croisement diallèle complet à 9 parents, y compris VPM_1, que nous avons analysé en F_2. Nous nous sommes ainsi placés dans une situation à effets fixés, pour déterminer si un partenaire particulier pouvait être complémentaire de VPM_1, en analysant les 72 F_2 et 9 parents pour leur comportement vis-à-vis du Piétin-verse au stade plantule et au stade adulte.

Matériel et méthodes

Cette étude est bâtie pour déterminer le meilleur partenaire qui pourrait être utilisé en croisement avec VPM_1 afin d'élever son niveau de résistance au stade adulte. L'échantillonnage des lignées est par ailleurs trop restreint pour pouvoir se placer dans un modèle à effet aléatoire. Nous nous placerons donc dans le cadre d'un modèle à effets fixés.

Les lignées qui entrent dans le croisement diallèle ont été choisies pour la diversité de leurs origines géographiques qui, on l'espère, correspond à une réelle diversité génétique. Ce sont « VPM.1.1.1.2 » (VPM), « Jufy » (JUF), variété de printemps belge, « Aurora » (AUR), variété d'hiver russe portant une translocation du chromosome IB avec le chromosome IR du Seigle, « Dreadgnought» (DRE), variété d'hiver cultivée en Nouvelle-Zélande, « Redon M4 » (RED), lignée tirée d'une population bretonne de la région de Redon, « US 119 » (US 119), lignée de printemps des États-Unis, possédant des gènes de nanisme de « Norin 10 », « Cappelle » (CAP), variété d'hiver française, « Heine VII » (HEINE), variété d'hiver allemande et US 60 (43) (US 60), une lignée d'hiver des États-Unis possédant une partie des gènes de nanisme de « Norin 10 ».

Les grains F_2 issus de ces croisements ont été obtenus en quantité suffisante pour réaliser les observations concernant le Piétin-verse. Un seul croisement sur 72 manque, c'est US 60 (43) × « Dreadgnought ».

Au stade plantule, les observations ont été réalisées sur un essai bloc à 5 répétitions; chaque répétition comporte 50 grains semés sur une ligne de 1 mètre. L'implantation a eu lieu en tunnel maraîcher le 15 novembre. L'infection a été pratiquée à la levée par pulvérisation d'un broyat de culture artificielle de *Cercosporella herpotrochoides* sur milieu liquide. La notation a été pratiquée par comptage du nombre moyen de gaines infectées par plante début mars. Chaque notateur observe un bloc en entier, de manière à diminuer l'effet dû aux différences d'appréciation.

Au stade adulte, les observations ont été également réalisées sur un essai bloc à 5 répétitions qui comporte aussi 50 graines semées sur une ligne de 1 mètre. L'implantation a eu lieu le 15 octobre. L'infection a été pratiquée à la levée par épandage d'éteules broyées prélevées sur des parcelles infectées de Piétin-verse l'année précédente.

La notation a été effectuée fin mai-début juin en pratiquant une section de la base des tiges à l'endroit des lésions et séparation des tiges en deux classes : celles qui ont plus de 50 p. 100 de leur section touchée par le champignon (talles malades) et les autres. Le calcul statistique a été réalisé sur le pourcentage de talles malades, après transformation angulaire de Bliss (arc sinus $\sqrt{\text{pourcentage}}$).

En raison du nombre de plantes nécessaires à l'analyse, les F_1 n'ont pas pu être observées. Tout notre travail a été basé sur l'observation des F_2. Les conclusions que l'on pourra tirer auront cependant toute leur valeur puisqu'elles auraient pu l'être plus facilement si l'on avait travaillé sur les F_1.

Modèle d'analyse utilisé

Pour pouvoir comparer les différents croisements, on a utilisé un modèle linéaire en écrivant qu'une observation (valeur correspondant au résultat du croisement d'une lignée femelle i et d'une ligne mâle j dans le bloc k) est la réalisation d'une variable aléatoire Y_{ijk} qui se décompose de la façon suivante :

$Y_{ijk} =$	μ	valeur commune à toutes les variables
$+$	b_k	effet bloc
$+$	g_i	effet de la lignée femelle
$+$	g_j	effet de la lignée mâle
$+$	s_{ij}	aptitude spécifique à la combinaison ($s_{ij} = s_{ji}$) (A.S.C.) des deux génotypes i et j
$+$	r_{ij}	effet de non réciprocité du sens du croisement
$+$	e_{ijk}	variable aléatoire qui représente les fluctuations non maîtrisées. Les variables e_{ijk} sont supposées distribuées normalement autour de 0 avec une variance σ^2. De plus, ces variables sont indépendantes entre elles.

A partir de cette décomposition *a priori*, on va pouvoir estimer les différents termes du modèle et les tester. Les tests seront, soit des tests globaux, permettant de répondre à une question générale comme dans une analyse de variance habituelle (par exemple : existe-t-il un effet des lignées, c'est-à-dire $g_i = 0$, pour tout i), soit des tests particuliers permettant de répondre à des questions précises intéressantes. (Par exemple existe-t-il des différences entre deux lignées particulières.)

Après estimation, un examen des résidus (différence entre la valeur observée et la valeur estimée) nous permet de penser que les *a priori* des modèles (décomposition de Y_{ijk}, et loi des e_{ijk}) sont justifiées. Ainsi, les tests ci-dessous sont valides et leurs résultats fiables.

Résultats

Analyse globale

L'analyse globale a été faite séparément pour chaque stade d'observation. Elle a porté sur chaque bloc, et sur l'ensemble des blocs (ce qui permet d'estimer l'effet de non réciprocité) (tabl. 1 et 2).

Les effets des lignées parentales sont significatifs au seuil 1 p. 100 aux deux

TABLEAU I

Valurs des tests F globaux au stade plantule

Nature de l'effet \ Analyse portant sur	Bloc 1	Bloc 2	Bloc 3	Bloc 4	Bloc 5	Ensemble des blocs
Parental : g_i	20,93 (**)	34,43 (**)	25,06 (**)	32,22 (**)	11,75 (**)	129,35 (**)
A.S.C. : s_{ij}	< 1	2,05 (*)	1,38	1,64	< 1	1,92 (*)
Non réciprocité r_{ij} . . .						2,89 (*)
Bloc : b_k						29,81 (**)

TABLEAU 2

Valeur des tests F globaux au stade adulte

Nature de l'effet \ Analyse portant sur	Bloc 1	Bloc 2	Bloc 3	Bloc 4	Bloc 5	Ensemble des blocs
Parental : g_i	12,64 (**)	4,06 (**)	18,6 (**)	16,31 (**)	4,16 (*)	32,16 (**)
A.S.C. : s_{ij}	1,95 (*)	< 1	< 1	1,30	1,73	< 1
Non réciprocité r_{ij} . . .						< 1
Bloc b_k						98,35 (**)

(*) Effet significatif au seuil 5 p. 100.
(**) Effet significatif au seuil 1 p. 100.

stades de notation. Par contre, les aptitudes spécifiques à la combinaison sont significatives au seuil 5 p. 100 dans certains blocs seulement. Il faut cependant remarquer que dans ces tests sur les blocs, les variations factorielles ont été comparées à une somme des carrés des écarts qui contient les termes de non réciprocité. Au stade plantule, il n'est pas étonnant que l'analyse sur l'ensemble des blocs qui sépare l'effet de non réciprocité montre un effet significatif de l'aptitude spécifique à la combinaison qui n'est pourtant pas mis en évidence bloc par bloc.

Analyses particulières

Ces analyses utilisent directement les estimateurs des différents effets et leur loi qui sont données en annexe.

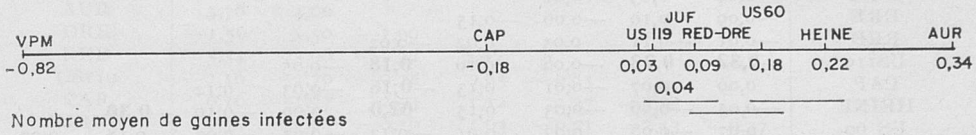
Effet des lignées parentales (aptitude générale à la combinaison)

On a cherché à comparer les effets parentaux des lignées prises deux à deux, c'est-à-dire : les différences $g_i - g_j$ peuvent-elles être considérées comme nulles ou non ? Pour cela, on a cherché l'intervalle de confiance des contrastes ψ de la forme :

$$\psi = g_i - g_j \quad \text{qui est donné par} \quad \hat{\psi} - A \leqslant \psi \leqslant \hat{\psi} + A$$

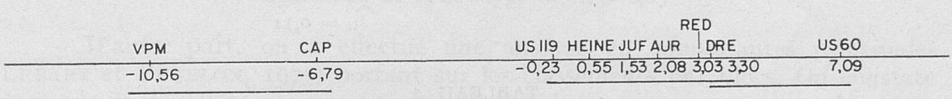
Les valeurs de A correspondant à un seuil de 0,05 sont calculées en annexe. Pour le stade plantule, la valeur de A est 0,12, pour le stade adulte, elle est de 4,10.

Les valeurs centrées, ainsi que le regroupement des variétés sont donnés sur les figures 1 et 2. Les lignées dont les aptitudes générales à la combinaison ne sont pas déclarées différentes, sont réunies par un trait.



Nombre moyen de gaines infectées par plante

FIG. 1. — *Résultats des comparaisons multiples sur la valeur des lignées parentales au stade plantule*



Pourcentage de tiges ayant plus de 50 % de leur section envahie par le Piétin-verse, après transformation angulaire de Bliss

FIG. 2 — *Résultats des comparaisons multiples sur la valeur des lignées parentales au stade adulte*

Quel que soit le stade, les deux meilleures lignées sont « VPM » et « Cappelle », leurs aptitudes générales à la combinaison sont différentes des autres lignées. Au stade adulte, la supériorité de « VPM » sur « Cappelle » n'est plus significative, même au seuil de 10 p. 100.

Aptitude spécifique à la combinaison et effet de non réciprocité des croisements

L'estimation des effets de l'aptitude spécifique à la combinaison a été faite par le calcul de $\hat{s}_{ij}$ présenté en annexe, de même que l'effet de non réciprocité du sens du croisement a été estimé par le calcul de $\hat{r}_{ij}$ (tabl. 3, 4, 5 et 6).

Les covariances entre $\hat{s}_{ij}$ et $\hat{s}_{kl}$, ainsi que $\hat{r}_{ij}$ et $\hat{r}_{kl}$ ayant des expressions différentes suivant les couples (i, j) et (k, l), les comparaisons multiples ne peuvent être faites par les méthodes classiques. Nous nous contenterons de donner les tableaux des estimations en soulignant les valeurs supérieures en valeur absolue à deux fois l'écart-type estimé.

Comparaison du comportement vis-à-vis du Piétin-verse au stade plantule et au stade adulte

Elle a été faite sur les effets des lignées parentales de deux manières différentes.

— D'une part, on a comparé les classements moyens de chaque variété aux deux stades par des tests de corrélation de rangs de KENDALL et de SPEARMAN (KENDALL, 1970). Les résultats sont proches de la limite de signification correspondant à un risque de 5 p. 100, mais ne permettent pas d'affirmer qu'il existe une différence de classements entre le stade plantule et le stade adulte.

TABLEAU 3

Estimation des aptitudes spécifiques à la combinaison $\hat{s}_{ij}$ au stade plantule exprimée en nombre moyen de gaines attaquées par plante

Parent ♀									
VPM	**0,25**								
JUF	0,11	—0,09							
AUR	0,04	0,03	—0,01						
DRE	—0,09	—0,10	—0,06	—0,15					
RED	—0,01	—0,11	0,03	0,02	—0,02				
US119	**—0,32**	**0,23**	—0,08	0,10	**0,18**	—0,05			
CAP	0,00	0,07	—0,01	0,13	**—0,16**	—0,03	0,12		
HEINE	—0,05	—0,06	—0,03	0,15	**02,0**	0,00	—0,10	**—0,30**	
US 60	0,07	—0,08	0,07	0,01	—0,13	—0,03	—0,02	0,18	—0,07
Parent ♂	VPM	JUF	AUR	DRE	RED	US119	CAP	HEINE	US 60

Estimation de l'écart-type de $\hat{s}_{ij} = 0,08$

$\hat{s}_{ii} = 0,11$

TABLEAU 4

Estimation des aptitudes spécifiques à la combinaison $\hat{s}_{ij}$ au stade adulte exprimée en pourcentage de tiges ayant plus de 50 p. 100 de leur section envahie par le Piétin-verse après transformation angulaire de Bliss

Parent ♀									
VPM	—0,58								
JUF	1,13	2,84							
AUR	0,32	—2,17	1,95						
DRE	1,33	0,36	1,04	—3,43					
RED	0,86	—1,61	—3,58	1,38	2,16				
US119	4,33	—4,36	1,21	—2,87	0,38	—2,48			
CAP	**—6,16**	2,18	2,36	—2,37	—1,97	4,91	1,94		
HEINE	—1,84	**5,12**	—3,70	3,03	3,42	0,66	—1,24	**—6,03**	
US 60	0,61	—3,50	2,56	1,54	—1,03	—1,78	0,36	0,57	0,66
Parent ♂	VPM	JUF	AUR	DRE	RED	US119	CAP	HEINE	US 60

Estimation de l'écart-type de $\hat{s}_{ij} = 2,57$

$\hat{s}_{ii} = 3,60$

TABLEAU 5

Estimation de l'effet de non réciprocité du sens du croisement $\hat{r}_{ij}$ au stade plantule exprimée en nombre moyen de gaines attaquées par plante

Parent ♀									
VPM									
JUF	**0,49**								
AUR	**0,38**	0,21							
DRE	0,14	0,18	0,07						
RED	0,07	0,13	—0,08	0,01					
US119	—0,10	—0,06	—0,17	0,02	0,03				
CAP	—0,06	—0,10	—0,10	**—0,24**	0,14	0,16			
HEINE	0,08	0,11	**—0,20**	—0,10	—0,06	—0,05	0		
US 60	0,16	—0,04	0,08	—0,09	0,11	0,10	—0,08	0,02	
Parent ♂	VPM	JUF	AUR	DRE	RED	US119	CAP	HEINE	US 60

Estimation de l'écart-type de $\hat{r}_{ij} = 0,09$

TABLEAU 6

Estimation de l'effet de non réciprocité du sens du croisement $\hat{r}_{ij}$ au stade adulte exprimée en pourcentage de tiges ayant plus de 50 p. 100 de leur section envahie par le Piétin-verse, après transformation angulaire de Bliss

Parent ♀								
VPM								
JUF	**5,90**							
AUR	3,78	4,00						
DRE	—1,56	1,50	—1,09					
RED	5,34	3,06	—1,32	**—5,47**				
US119	—2,16	—2,70	—0,28	0,85	—0,83			
CAP	0,16	—1,77	2,34	1,12	2,37	—3,04		
HEINE	0,79	5,24	—0,16	1,63	—0,71	3,43	—0,77	
US 60	0,22	2,16	0,19	—0,09	—5,12	2,68	—1,95	2,37
Parent ♂	VPM	JUF	AUR	DRE	RED	US119	CAP	HEINE	US60

Estimation de l'écart-type de $\hat{r}_{ij} = 2{,}85$

— D'autre part, on a effectué une analyse en composantes principales (LEBART et FÉNELON, 1975) portant sur les classements par blocs. On constate alors que la première composante principale sépare en deux groupes les blocs notés au stade plantule et ceux notés au stade adulte. Les lignées se séparent aussi en deux groupes, celles dont le classement est meilleur au stade adulte (« Heine VII », « Aurora »), celles dont le classement est identique au stade adulte et au stade plantule (« VPM », « Cappelle ») et les autres (fig. 3).

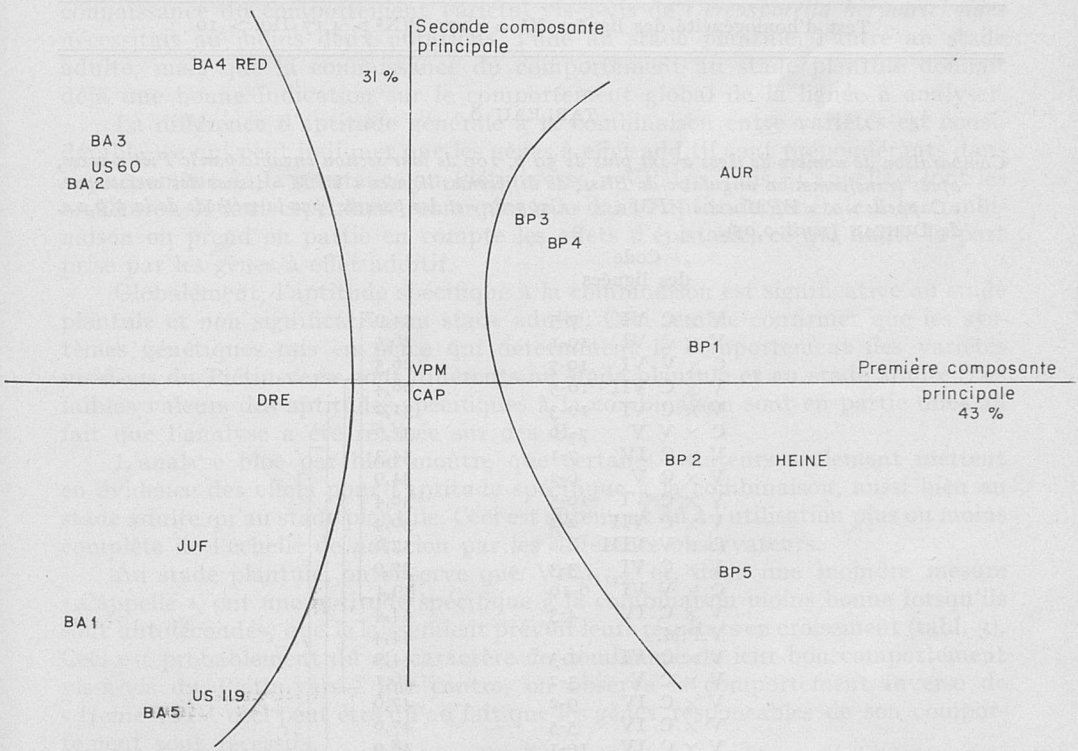


FIG. 3. — *Représentation des blocs et des lignées dans le plan des 2 premières composantes principales*

Cette seconde analyse, contrairement à la première conserve l'individualité de chaque bloc, elle est donc plus fine que la première. Il semble donc bien que les observations du Piétin-verse au stade plantule et au stade adulte ne fournissent pas le même classement des variétés.

Étude des croisements (« *VPM* » × « *Cappelle* ») *et* (« *Cappelle* » × « *VPM* »)

Ces deux croisements ont été suivis en sélection. En F_2, les plantes ont été choisies pour leur comportement identique à celui de VPM_1 au stade plantule. La descendance de ces plantes a été comparée au stade adulte sans répétition, à « Cappelle » et « VPM », implantés respectivement toutes les 10 lignes (tabl. 7).

TABLEAU 7

Comparaison du comportement vis-à-vis du Piétin-verse au stade adulte des lignes F_3 des croisements VPM × «Cappelle» et «Cappelle» × VPM à leurs parents

	Nombre de lignes plus résistantes que VPM	Nombre de lignes intermédiaires entre « Cappelle » et VPM	Nombre de lignes inférieures à « Cappelle »
F_3 (VPM × « Cappelle »)	55	16	5
F_3 (« Cappelle » × VPM)	62	32	13

Test d'homogénéité des lignées $X^2 = 4{,}17$ $P(X^2 > 4{,}17/Ho) > 10$

TABLEAU 8

Comparaison de nombre de tiges ayant plus de 50 p. 100 de leur section envahie par le Piétin-verse, après transformation angulaire de Bliss, de différentes lignées « VPM » issues des croisements « Cappelle » × « VPM » et « VPM » × « Cappelle » et des parents, par la méthode de la p.p.a.s. de DUNCAN *(seuil 0,05).*

Code des lignées		
V × C VI	7-5	24,9
V × C VI	10-1	26,5
C × V VI	10-7	26,5
V × C VII	10-5	28,4
V × C VI	10-3	31,2
C × V V	7-10	31,6
V × C IV	7-1	34,3
V × C V	6-2	34,9
V × C VI	10-5	38,4
V × C VII	2-2	36,4
C × V VIII	8-6	37,8
V × C VI	3-3	37,9
C × V VI	6-10	39,4
V × C IV	4-3	44,4
V.P.M.		44,4
V × C VI	1-3	44,9
V × C V	3-2	46,1
V × C IV	9-2	47,6
V × C IV	5-5	47,6
V × C IV	10-1	48,9
« Cappelle »		51,0

En F_4, un échantillonnage de 19 familles issues de ces lignées F_3 est comparé à « VPM » et à « Cappelle », au stade adulte, dans un essai à 3 répétitions. Trois familles sont significativement supérieures à « VPM » (tabl. 8).

En F_5, les 52 familles que comportent encore ces croisements, après sélection en pépinière sur les caractères agronomiques, seront toutes comparées à « VPM » et « Cappelle ».

Il apparaît donc que les croisements « VPM_1 » × « Cappelle » et « Cappelle » × « VPM_1 » peuvent fournir dans leurs descendances des lignées plus résistantes au Piétin-verse, au stade adulte que VPM (tabl. 8).

Discussion et conclusion

L'analyse globale des résultats montre qu'il y a un effet très important des parents. VPM_{1112} confirme son niveau de résistance supérieur à celui des autres lignées au stade plantule. « Cappelle » se situe après VPM_{1112} mais se montre meilleur que les autres lignées aux deux stades d'observation. « Aurora » et « Heine VII » ont un meilleur classement au stade adulte qu'au stade plantule. On peut constater aussi que « Cappelle » est, au stade adulte, au niveau de VPM_{1112}.

Les différences de comportement au stade plantule et au stade adulte (fig. 3), qui sont toutefois insuffisantes pour bouleverser le classement des variétés, confirment les conclusions de DOUSSINAULT (1973) qui avait montré qu'une bonne connaissance du comportement variétal vis-à-vis de *Cercosporella herpotrichoides* nécessitait au moins deux notations, l'une au stade plantule, l'autre au stade adulte, mais que la connaissance du comportement au stade plantule donnait déjà une bonne indication sur le comportement global de la lignée à analyser.

La différence d'aptitude générale à la combinaison entre variétés est considérable, ce qui peut indiquer que les gènes à effet additif sont prépondérants dans le phénomène de la résistance au Piétin-verse, « VPM_1 », puis « Cappelle » sont les meilleures. Il faut cependant remarquer que dans l'aptitude générale à la combinaison on prend en partie en compte les effets d'épistasie, ce qui limite la part prise par les gènes à effet additif.

Globalement, l'aptitude spécifique à la combinaison est significative au stade plantule et non significative au stade adulte. Ceci semble confirmer que les systèmes génétiques mis en place qui déterminent le comportement des variétés vis-à-vis du Piétin-verse sont différents au stade plantule et au stade adulte. Les faibles valeurs des aptitudes spécifiques à la combinaison sont en partie dues au fait que l'analyse a été réalisée sur des F_2.

L'analyse bloc par bloc montre que certains notateurs seulement mettent en évidence des effets pour l'aptitude spécifique à la combinaison, aussi bien au stade adulte qu'au stade plantule. Ceci est sûrement dû à l'utilisation plus ou moins complète de l'échelle de notation par les différents observateurs.

Au stade plantule, on observe que VPM_{1112}, et, dans une moindre mesure « Cappelle », ont une aptitude spécifique à la combinaison moins bonne lorsqu'ils sont autofécondés, que le laisseraient prévoir leurs résultats en croisement (tabl. 3). Ceci est probablement dû au caractère de dominance de leur bon comportement vis-à-vis du Piétin-verse. Par contre, on observe le comportement inverse de « Heine VII », ceci peut être dû au fait que les gènes responsables de son comportement sont récessifs.

Au stade adulte (tabl. 4), le croisement « Cappelle » × VPM_{1112} a une apti-

tude à la combinaison meilleure que le laisseraient supposer les autres résultats de ces deux lignées. A ce stade, ni «VPM_{1112}», ni « Cappelle » ne montrent une aptitude à la combinaison inférieure lorsqu'ils sont autofécondés, ce qui semble confirmer que les systèmes génétiques responsables du comportement au stade plantule et au stade adulte sont différents. Comme au stade plantule, « HEINE VII » présente une meilleure aptitude spécifique à la combinaison lorsqu'il est autofécondé qu'en croisement.

L'effet de non réciprocité du sens du croisement est lui aussi significatif globalement au stade plantule, mais non au stade adulte. Au stade plantule, les croisements « VPM » × « Jufy » et « VPM » × « Aurora » sont moins attaqués lorsque « VPM » est pris comme parent femelle. Au stade adulte, les croisements « VPM » × « Jufy » et « VPM » × « Redon M4 » sont également moins attaqués lorsque « VPM » est pris comme parent femelle, et, par contre, le croisement « Dreadnought » × « Redon M4 » est plus attaqué avec « Dreadnought » comme parent femelle. Globalement c'est « VPM » qui montre l'effet le plus important. On peut donc conclure que le cytoplasme de « VPM », qui est celui d'*Aegilops ventricosa*, peut être plus favorable à l'expression de la résistance au Piétin-verse surtout dans le cas de certains croisements.

Si l'on cherche la meilleure combinaison en faisant la somme des effets des parents (fig. 1 et 2), de l'effet particulier du croisement et de l'effet de non réciprocité (tabl. 5 et 6), on s'aperçoit qu'au stade plantule, la meilleure combinaison est « VPM » × « VPM » (— 1,39). Par contre, au stade adulte, les croisements « Cappelle» × « VPM » (— 23,67) et « VPM » × « Cappelle » (— 23,35) sont meilleurs que « VPM » × « VPM » (— 21,7), mais de manière non significative et que « Cappelle » × « Cappelle » (— 11,64).

Le fait que le matériel analysé soit une F_2 permet de penser que certaines plantes sont effectivement meilleures que « VPM », et d'autres plus mauvaises.

La sélection dans les croisements « VPM » × « Cappelle » et « Cappelle » × « VPM » entreprise au vu du résultat du croisement diallèle permet de conclure que l'amélioration de la résistance au Piétin-verse au stade adulte de « VPM » peut être menée à bien par sélection dans les croisements « Cappelle » × « VPM » et « VPM » × « Cappelle ».

Cet essai diallèle a confirmé les limites des possibilités d'amélioration de la résistance au Piétin-verse par croisements intraspécifiques, et, en conséquence, a mis en évidence l'indispensable travail d'introgression mené à partir des espèces voisines du blé et, plus particulièrement d'*Aegilops ventricosa*.

Reçu pour publication en juin 1978.

Summary

The resistance to eyespot disease (Cercosporella herpotrichoides, Fron) *in bread wheat: diallel analysis*

Resistance to *Cercosporella herpotrichoides* depends on three major factors: the frequency of infection and the resistance to penetration of leaf-sheaths at the seedling stage and the resistance to invasion of the stems at the adult stage. The parent VPM_1 (*Aegilops ventricosa* × *Triticum persicum*) × Marne[3] shows the highest level of resistance at the seedling stage. We want to know if it is possible to improve the level of resistance at the adult stage by crossing VPM_1 with bread wheat.

In order to study this hypothesis, we analysed a full F_2 diallel cross with 9 parents. The study was done at the seedling and adult stages. We note some differences between the classification of the varieties at the two stages. Nevertheless, the observations at the seedling stage give a good idea of the general behaviour.

However, it appears that the genetic systems involved in the resistance at the two stages are different. Analysis shows significant differences between reciprocal crosses. In some crosses, the parent VPM_1 gives a more resistant progeny when it is female: this line has the cytoplasm of *Aegilops ventricosa*.

At the adult stage, the cross (« Cappelle » × VPM_1) has a better specific combining ability than the one expected from the proper values of the parents: this should lead to transgressive lines among the progeny of that cross.

Indead, the selection, conducted to the F_5 generation in the crosses (« Cappelle » × VPM_1) and (VPM_1 × « Cappelle ») enabled to detect some lines more resistant than VPM_1 at the adult stage.

Références bibliographiques

DOUSSINAULT G., 1973. Comportement de 12 variétés de Blé tendre vis-à-vis du Piétin-verse (*Cercosporella herpotrichoides* FRON). Conséquences pour la sélection. *Ann. Amélior. Plantes*, **23** (4), 333-346.

GRIFFING B., 1956. Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems. *Aust. J. biol. Sci.*, **9**, 463-493.

KENDALL M. G., 1970. *Rank correlation method*. Ch. Griffin, Londres, 4e éd., 202 p.

MAIA N., 1967. Obtention de Blés tendres résistants au Piétin-verse (*Cercosporella herpotrichoides*) par croisements interspécifiques. *C. R. Acad. Agric. Fr.*, **53** (2), 149-154.

SCHEFFE H., 1969. *The Analysis of variance*. WILEY, 5e édition, 417 p.

SIMONET M., 1957. Hybrides interspécifiques et intergénétiques. *Ann. Amélior. Plantes*, **7**, 395-411.

LEBART L. et FÉNELON J. P., 1975. *Statistique et informatique appliquées*. Dunod, Paris, 3e éd., 439 p.

Annexe

Propriété des estimateurs

A partir du modèle utilisé :

$$Y_{ijk} = \mu + b_k + g_i + g_j + s_{ij} + r_{ij} + e_{ijk}$$

avec $k = 1, \ldots\ldots, K$ indice bloc
$i = 1, \ldots\ldots, I$ indice variété femelle
$j = 1, \ldots\ldots, J$ indice variété mâle

les estimateurs ont été :

— pour l'effet bloc : $\hat{b}_k = \overline{Y}_{..k} - \overline{Y}_{...}$ (*) $\qquad \sum_k b_k = 0$

— pour l'A.G.C. : $\hat{g}_i = \dfrac{\overline{Y}_{i..} + \overline{Y}_{.i.}}{2} - \overline{Y}_{...} \qquad \sum_i g_i = 0$

— pour l'A.S.C. : $\hat{s}_{ij} = \dfrac{\overline{Y}_{ij.} + \overline{Y}_{ji.}}{2} - \dfrac{\overline{Y}_{i..} + \overline{Y}_{.i.} + \overline{Y}_{j..} + \overline{Y}_{.j.}}{2} + \overline{Y}_{...}$

$$\sum_i s_{ij} = \sum_j s_{ij} = 0$$

— pour l'effet de non réciprocité du sens du croisement : $\hat{r}_{ij} = \dfrac{\overline{Y}_{ij.} - \overline{Y}_{ji.}}{2} \qquad \sum_i r_{ij} = \sum_j r_{ij} = 0$

Les covariances des estimateurs sont :

$$\text{cov}\ (\hat{g}_i, \hat{g}_j) = \frac{\sigma^2}{2\,I^2K}(I\delta_{ij} - 1)\ (**)$$

$$\text{cov}\ (\hat{s}_{ij}, \hat{s}_{kl}) = \frac{I}{2}(\delta_{ik}.\delta_{jl} + \delta_{il}.\delta_{jk})\frac{\sigma^2}{K} - \frac{I}{2}(\delta_{ik} + \delta_{il} + \delta_{jk} + \delta_{jl})\frac{\sigma^2}{IK} + \frac{\sigma^2}{I^2K}$$

$$\text{cov}\ (\hat{r}_{ij}, \hat{r}_{kl}) = (\delta_{ik}\delta_{jl} - \delta_{il}.\delta_{jk})\frac{\sigma^2}{IK}$$

Les estimateurs sont centrés et de distribution gaussienne.

(*) Les indices sur lesquels on somme, sont remplacés par des points; aussi $\gamma_{..k} = \frac{1}{I}\sum_{i=1}^{I}\left(\frac{1}{I}\sum_{j=1}^{I}\gamma_{ijk}\right)$ est la moyenne des variables observées sur le bloc d'indice K.

(**) $\delta_{ij} = 1$ si $i = j$.
$= 0$ sinon.

Comparaison multiple

Les méthodes classiques de comparaison multiple reposent toutes sur l'indépendance des variables étudiées (SCHEFFE, 1959).

Or, ici, les $\widehat{g_i}$ sont correlées ($V\widehat{g_i} = a\sigma^2$; cov $(\widehat{g_i}, \widehat{g_j}) = b\sigma^2$).

Pour pouvoir se ramener aux méthodes classiques, on cherche des variables aléatoires θ_i indépendantes, liées au $\widehat{g_i}$ et telles que les comparaisons sur les θ_i soient équivalentes aux mêmes comparaisons sur les $\widehat{g_i}$.

C'est-à-dire $\widehat{\psi} = \sum_{i=1}^{I} c_i\theta_i = \sum_{i=1}^{I} c_i\widehat{g_i}$ avec $\sum_{i=1}^{I} c_i = 0$

Ceci sera vrai en prenant $\theta_i = \widehat{g_i} + X$

avec $\mathcal{L}(X) = N(0, \sigma^2_X)$

X indépendant des $\widehat{g_i}$.

Choix de la variable X :

On veut que les θ_i soient non correlés.

cov (θ_i, θ_j) = cov $(\widehat{g_i}, \widehat{g_j}) + \sigma^2_X$

cov $(\theta_i, \theta_j) = 0$, en prenant $\sigma^2_X = -$ cov $(\widehat{g_i}, \widehat{g_i})$

alors

Les méthodes classiques s'appliquent aux variables θ_i, en particulier la méthode de TUKEY :

P (toutes les comparaisons soient non significativement différentes de $0 / H_0 : g_i = 0\ \forall_i) = 1 - \alpha$.

$$P\left(\psi \in \widehat{\psi} \pm q_{\alpha, I-1, \nu} \sqrt{(a-b)\widehat{\sigma^2}} \left(\frac{1}{2}\sum_{i=1}^{I} |c_i|\right) \middle| \left\{\psi / \psi = \sum_{i=1}^{I} c_i g_i ; \sum_{i=1}^{I} c_i = 0\right\}\right) = 1 - \alpha$$

ici $a = \dfrac{I-1}{2I^2K} = 0{,}00987$; $b = \dfrac{-1}{2I^2K} = -0{,}00123$

$q_{\alpha, I-1, \nu} = q_{\alpha, 8, 320} =$ valeur de l'étendue studentisée définie sur $I - 1 = 8$ variables et ν degrés de liberté, qui a la probabilité α d'être dépassée si les $I - 1$ variables suivent la même loi de Gauss (ici = 4,29 pour α 0,05).

$\widehat{\sigma_2}$ estimateur de σ^2 variance d'une observation. On prendra pour estimateur de σ^2 le carré moyen résiduel.

$\sum_i |c_i| = 2$ pour les comparaisons deux à deux.

Ce qui donne comme valeur calculée pour le demi-intervalle de confiance A :

A = 0,12 pour le stade plantule,

A = 4,10 pour le stade adulte.

(*) Les données de base peuvent être demandées aux auteurs.

Ann. Amélior. Plantes, 1978, **28** (5), 493-500.

Espèces et spéciation

Ch. POISSON

Station d'Amélioration des Plantes florales, I.N.R.A.
83600 Fréjus

Résumé

La notion d'espèce repose sur l'existence de différences qui permettent d'identifier un groupe d'individus par rapport à une série d'autres groupes. La recherche des causes de ces différences conduit à constater qu'elles apparaissent en conséquence de la restriction d'échanges géniques. Celle-ci peut être d'origine externe et il arrive qu'elle n'ait qu'un effet temporaire. Elle peut être également le résultat de mécanismes génétiques dont certains freinent de façon plus ou moins radicale la recombinaison chromosomique; ils constituent alors le dernier mais le plus efficace des obstacles auxquels sont confrontées les tentatives d'hybridation entre espèces.

Quels que soient notre nationalité et notre langage, nous avons pour habitude d'identifier les plantes par leurs caractères les plus marquants. Au XVIe siècle, CESALPIN et BELON ont entrepris d'institutionaliser cet usage et de donner un moyen de communication international en désignant chaque plante par une phrase courte en latin qui en décrit les traits essentiels. LINNÉ a parachevé et simplifié cette entreprise en systématisant l'emploi du substantif et de l'adjectif.

Lorsqu'on parvient au degré de simplification linguistique de LINNÉ, il est bien évident que la nécessité s'impose de regrouper sous un même vocable un grand nombre d'individus. Dans la série des végétaux, il s'agit alors d'effectuer un classement permettant la différenciation de groupes distincts. Celui-ci est basé sur l'exploitation de toutes les propriétés susceptibles d'être qualifiées et quantifiées et qui permettent des comparaisons avec les mêmes propriétés d'un autre végétal. Un groupe ne pourra donc être défini comme tel que par rapport à d'autres grâce à la mise en évidence de hiatus.

Selon le choix des caractères employés, l'existence de ce hiatus est plus ou moins évidente; c'est pourquoi les systématiciens ne s'accordent pas toujours sur la délimitation de certaines espèces qui comporte évidemment une part de subjectivité. Concrètement, selon WALTERS et BRIGGS (1969) : *On peut dire que les espèces sont des unités de classification pratique définies par des botanistes entraînés qui utilisent les renseignements accessibles sur les plantes.*

La morphologie et l'anatomie suffisent la plupart du temps et sont quelquefois complétées par les caractéristiques chimiques. Les caractères physiologiques qui se traduisent en exigences écologiques sont également accessibles à l'observation courante et, depuis quelques décennies, la caryologie a contribué à lever le doute sur la détermination de certaines catégories. Enfin, et c'est là où s'introduit une ambiguïté, la recherche des causes de la spéciation a conduit à introduire le comportement sexuel dans la définition de l'espèce. L'introduction de ce critère est attribué à RAY au XVIIe siècle et, bien que proscrit par les systématiciens, son emploi n'a jamais cessé. STEBBINS (1966) définit ainsi les espèces *comme consistant en systèmes de populations séparés les uns des autres par des discontinuités complètes ou très grandes dans leur variation ; ces discontinuités doivent avoir une base génétique et refléter l'existence de mécanismes isolateurs qui empêchent totalement ou presque le transfert de gènes d'une population à une autre.* D'après cette définition, on pourrait penser qu'il existe une corrélation parfaite entre l'existence de mécanismes isolateurs et la discontinuité de la variation; cette corrélation n'est pas toujours évidente : les « espèces jumelles » sont en tous points semblables pour un systématicien, bien qu'il existe entre elles une barrière intrinsèque d'isolement reproducteur; à l'inverse, il est fréquent qu'il n'existe, entre des espèces géographiquement éloignées, donc isolées mécaniquement, aucune barrière de stérilité. Par ailleurs, on ne dispose encore que de peu de résultats de confrontation entre espèces par rapport à ce que l'on sait de leur morphologie.

La définition de STEBBINS, bien que certains lui reprochent de mêler les effets et les causes hypothétiques, a le mérite de résumer de façon succincte la façon dont on peut imaginer l'histoire de la spéciation. Épiloguer sur la spéciation peut paraître incongru étant donné que son rythme se prête mal à l'observation mais c'est en se livrant à des élucubrations de même genre que les géologues parviennent à découvrir le pétrole sans transformer la croûte terrestre en passoire.

Il existe un facteur aléatoire de la perpétuation par voie sexuée

Quelle qu'en soit la formulation, la classification oppose la variation interclasse à la variation intraclasse. La cause primaire de cette variation est la mutation; mais la cause secondaire, la recombinaison, permet de multiplier ses effets dans des proportions fantastiques.

JACQUARD (1975) attire l'attention sur le fait qu'*un être sexué ne peut se reproduire ; il ne peut que contribuer à la création d'êtres nouveaux ayant un patrimoine génétique original.*

Cette puissance novatrice est hallucinante : si deux individus ne sont hétérozygotes que pour 200 gènes, ils sont pourtant susceptibles de procréer 3^{200} ou 10^{95} descendants différents, beaucoup plus que le nombre d'atomes qui composent l'univers. Dans l'ensemble de ces possibilités n'en sont réalisées que quelques-unes et, en première analyse, tout se passe *comme si ce choix était laissé au hasard, qui intervient à chaque instant comme la composante aléatoire de la perpétuation par voie sexuée* (JACQUARD, 1975).

...et un facteur déterministe qui fait l'objet de bien des contreverses... c'est la sélection naturelle

On peut se rendre compte de son existence en constatant qu'à l'extérieur de la limite écologique d'une population naturelle le taux moyen de reproduction est inférieur à 1.

La capacité d'un individu à transmettre plus ou moins bien son patrimoine héréditaire a été appelée « valeur sélective »; ce concept qui s'attache au génotype placé dans un milieu déterminé a été étendu au gène. La génétique des populations en a déduit les conséquences : certaines associations géniques, inter- ou intra-alléliques ont une valeur supérieure à d'autres et il en résulte que l'interaction intra-allélique entraîne soit la mort génétique d'un allèle, soit la réalisation d'un équilibre stable entre les fréquences alléliques.

Si l'on imagine l'interaction entre deux couples d'allèles sans exclusion d'aucun d'entre eux, la valeur sélective moyenne de la population, sauf cas particuliers, tend non pas vers une, comme précédemment, mais vers deux positions d'équilibre (1).

LEWONTIN et WHITE (1960) ont donné une illustration pratique de ce phénomène en étudiant une population de sauterelles d'Australie marquée génétiquement. Malgré son aspect strictement déterministe, la sélection naturelle laisse ainsi sa part au hasard : la position que peut atteindre la population à l'équilibre dépend des fréquences géniques au départ de son évolution, en supposant que les conditions satisfassent aux critères d'une population mendélienne idéale.

Ce raisonnement a été étendu à l'interaction entre n loci et a conduit au concept de « paysage adaptatif » que décrit WALLACE (1974) dans son ouvrage sur la génétique des populations. Il peut être représenté par des courbes de niveau délimitant des sommets, qui figurent autant de possibilités susceptibles d'être atteintes par la valeur sélective moyenne de la population, séparées par des vallées. Ce modèle représente concrètement une abstraction difficile à appréhender : il permet de visualiser l'évolution dans le temps et montre que plusieurs solutions sont disponibles. Bien entendu, il prête le flanc à bien des critiques concernant entre autres la plasticité du paysage; mais après tout, dans un relief soumis à l'érosion subsistent des points de résistance correspondant, en l'occurrence, à un déterminisme génétique bien établi.

Ce qui peut se passer dans le temps doit pouvoir s'imaginer dans l'espace

Le paysage adaptatif permet de se représenter quelles sont, dans le temps, les diverses possibilités que peut adopter une population panmictique; moyennant certaines restrictions, ces diverses possibilités doivent pouvoir être réalisées dans l'espace. La question se pose alors de savoir comment se restreignent les possibilités d'échanges entre les différentes espèces, autrement dit comment s'instaurent des obstacles à la recombinaison. La description qui vient d'être faite suppose implicitement que soient satisfaites certaines conditions.

— Le nombre d'éléments de chaque génération suffit pour constituer un échantillon représentatif;

— La pression de sélection est uniforme;

— Les échanges génétiques ne sont entravés par aucun obstacle;

— La surface dans laquelle évolue la population est illimitée.

La première condition évoque les expériences de DOBZHANSKY relative aux grandes et petites populations de Drosophiles : l'échantillonnage, dans une popu-

(1) Le calcul théorique de la valeur sélective à l'équilibre fait intervenir les dérivées partielles de la valeur sélective de la population par rapport à p, fréquence d'un gène dans l'un des couples et à q, fréquence d'un gène dans l'autre couple. Celles-ci sont de la forme :

$$dw/dp = f(p, q^2) \text{ et } dw/dq = f^1(q, p^2)$$

lation mère, de sous-populations d'effectif limité revient à modifier artificiellement les fréquences géniques; si ces sous-populations sont reproductivement séparées les unes des autres, leur histoire évolutive, qui intègre les données de départ, diffère et conduit à des résultats variés; à la fin de leur évolution, ces sous-populations occuperont des situations distinctes dans le paysage adaptatif.

Cette éventualité peut se réaliser lorsque, pour une raison ou une autre, un échantillon est géographiquement isolé de la population-mère : c'est « l'effet fondateur » défini par MAYR (1975) que JACQUARD (1976) illustre par divers exemples d'isolats humains. Sans que le flux de gènes soit totalement interrompu, toutes sortes de raisons mécaniques suffisent à en diminuer la fluidité. Par exemple, en supposant que l'aire d'extension soit un cercle, il est douteux que les échanges puissent être identiques en son centre et à sa circonférence, *a fortiori* si la surface recouverte par l'espèce présente des étranglements. Un exemple encore, plus biologique celui-là : le mode de dispersion des gamètes et des zygotes constitue un obstacle à l'homogénéité du flux des échanges; c'est ainsi que, dans le nord de la Côte d'Ivoire, où les échanges de semences entre villages sont restreints, chacun d'eux possède sa propre population de Maïs; ce n'est qu'en bouleversant ces habitudes que l'on obtient de nouvelles recombinaisons.

Ne serait-ce qu'en fonction des nouvelles conquêtes territoriales de la population, la pression de sélection est essentiellement fluctuante; la valeur sélective d'une combinaison n'est que très relative aux conditions ambiantes y compris à sa propre fréquence. Allié à la viscosité du flux de gènes, ce facteur entraîne des modifications de fréquences géniques en fonction des conditions écologiques, et la différenciation de sous-populations adaptées aux différentes niches. Entre autres changements, les dates de floraison des sous-populations peuvent différer entre elles et de celles de la population mère entraînant en cascade de nouvelles restrictions aux échanges.

Chaque population possède en elle-même un potentiel de variation suffisant pour que, à la faveur de l'isolement géographique ou écologique, elle puisse se fractionner en éléments qui suivent, chacun pour son compte, des destins différents. Si chacune de ces sous-populations s'appauvrit génétiquement par l'effet conjugué du hasard et de la sélection, l'ensemble conserve pourtant tout son potentiel. La différenciation morpho-écologique peut devenir telle que les taxonomistes peuvent faire accéder au rang d'espèce des groupes qu'ils jugent suffisamment distincts les uns des autres, sans pour autant que rien ne s'oppose à ce que les hybrides aient un pouvoir de perpétuation supérieur à 1 si le hasard en permet la réalisation.

Et pourtant des espèces très voisines géographiquement et écologiquement ne peuvent échanger leur matériel génétique

WALLACE (1974) donne une représentation très imagée de la spéciation en constatant ce qui se passe lors des marées. Chaque flux abandonne des laisses dont la composition n'est qu'un échantillonnage de la mer, mais chaque reflux remet en cause la composition de cet échantillonnage. Pour qu'une sous-population susceptible d'être envahie périodiquement par le flux de gènes de la population mère puisse se différencier jusqu'à accéder au rang d'espèce, il faut que s'établissent des barrières à cet envahissement qui ne permettent qu'un système de recombinaison fermé par rapport à la population mère. Le risque est en effet que cette population ait momentanément dévié suffisamment par rapport à celle

qui lui a donné naissance pour que les recombinants aient un pouvoir de perpétuation inférieur à 1. Or, leur fréquence écrasante par rapport à celle des combinaisons parentales ne laisse aucune chance de subsister à la candidate à l'espèce. Ce n'est qu'au cas où s'instaure une barrière d'isolement génétique, rendant les échanges impossibles ou les soumettant à une sévère contre-sélection, que pourra définitivement s'isoler cette nouvelle espèce.

Ces mécanismes d'isolement intrinsèque peuvent essentiellement se rattacher à deux groupes :

— L'un est le renforcement des mécanismes qui entravent la formation de zygotes hybrides par altération de la panmixie. Cela peut aller jusqu'à l'apomixie en passant par tous les intermédiaires imaginables y compris l'incompatibilité ou la compétition au niveau pollinique.

— L'autre tend à restreindre le nombre des combinaisons hybrides au niveau des gamètes.

L'un des dangers auxquels risque d'être confrontée une population soumise à un système de recombinaison fermé vis-à-vis de la population-mère, est l'appauvrissement génétique. Or l'expérience montre que persiste une variabilité considérable : il faudrait alors admettre qu'un grand nombre de gènes et de combinaisons géniques sont neutres vis-à-vis des facteurs de sélection auxquels ils sont soumis; faute de quoi, le fardeau génétique serait tel que la perpétuation deviendrait improbable.

L'existence de linkats est un des éléments, mais certainement pas le seul, qui permet d'échapper à ce dilemme car elle permet de faire l'économie d'un gaspillage énorme de recombinants inviables. Le linkat possède sa propre valeur sélective et autorise la persistance d'allèles sans intérêt immédiat en évitant l'excès de fardeau génétique (voir à ce sujet le calcul en annexe) : il permet ainsi l'adaptation aux conditions du moment tout en préservant l'avenir. Comme l'ensemble des mécanismes qui président à la perpétuation par voie sexuée, c'est une structure très souple qui peut n'être que transitoire, sa régulation, qui fera l'objet d'autres commentaires, dépendant elle-même du contexte génétique et du milieu extérieur. En raison du fait que ces mécanismes de régulation donnent prise à la sélection naturelle, les linkats hétérologues se comportent les uns vis-à-vis des autres comme des éléments très rigides et constituent l'un des obstacles majeurs et en tout cas l'ultime obstacle que rencontrent les sélectionneurs qui pratiquent l'hybridation entre espèces.

En conclusion

Que les mécanismes d'isolement reproducteur donnent prise à la sélection n'a, en somme, rien de particulièrement surprenant : ils se comportent, en la circonstance, comme beaucoup d'autres caractères. Ce que nous constatons actuellement n'est, parmi la foule des tentatives avortées, que le résultat réussi de la conjonction des circonstances. Mais, pour les généticiens et contrairement aux systématiciens, compte tenu des conséquences que peuvent entraîner la mise en œuvre de ces mécanismes, la tentation est grande de les inclure dans la définition de l'espèce au même titre que beaucoup d'autres caractères. Peut-être ont-ils tort sur le plan logique mais ils sont excusables car, dans l'optique de l'amélioration des plantes, l'hybridation entre espèces doit, en définitive, tenir compte essentiellement de l'existence de corrélations entre gènes. En s'inspirant de Mayr (1974), on peut

dire pour résumer que l'espèce est une communauté reproductive dont tous les membres partagent un programme génétique qui leur confère une unité écologique et morphologique caractéristique.

Reçu pour publication en octobre 1977.

Summary

Species and speciation

The species concept is founded on the existence of differences which enable to identify a group of individuals compared with a series of other groups. The research of the reasons of those differences leads to establish that they appear in consequence of the limitation of genetic exchanges. That limitation can be due to external factors and, in some occurences, it has only a temporary effect. It can be also the result of genetical mechanisms; some of them restrain more or less the crossing-over; they are the last but the most drastic hindrance to the interspecific hybridization attempts.

Références bibliographiques

JACQUARD A., 1975. Hasard et évolution. *La Recherche*, **54**, 230-237.

JACQUARD A., 1976. Une nouvelle discipline : la génétique moléculaire des populations. *La Recherche*, **70**, 795.

LEWONTIN R. C., WHITE M. J. D., 1960. Interaction between inversion polymorphisms of two chromosome pairs in the grasshopper, *Moraba scurra*. *Evolution*, **14**, 116-129.

MAYR E., 1974. *Populations, espèces et évolution*. Version française. Hermann.

STEBBINS G. L., 1966. *Processes of organic Evolution*. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, NJ.

WALLACE B., 1974. *Génétique des populations*. Version française. Masson.

WALTERS H., BRIGGS D., 1969. *Les plantes : variation et évolution*. Hachette.

Autres ouvrages ou articles consultés

AYALA F. J., 1977. Variation génétique et évolution. *La Recherche*, **81**, 736-744.

BIDAULT M., 1971. *Variation et spéciation chez les végétaux supérieurs*. Doin.

CHRISTEN Y., 1976. A la recherche des bases moléculaires de l'hétérosis. *La Recherche*, **72**, 970-972.

DEMARLY Y., 1977. *Génétique et amélioration des plantes*, Masson, Paris, 287 p.

FORD E. B., 1971. *Ecological genetics*. Chapman and Hall Ltd, London.

GRANT V., 1975. *Genetics of flowering plants*. Columbia Univ. Press.

JACQUARD A., 1975. L'évolutionnisme évolue. *La Recherche*, **53**, 176-177.

JONES D. A., WILKINS D. A., 1971. *Variation and adaptation in plant species*. Heinemann Education Books Ltd, London.

LOVTRUP S., 1977. La crise du darwinisme. *La Recherche*, **80**, 642-649.

Annexe

1. Supposons la situation suivante d'interaction entre un couple d'allèles A/*a* et un couple de modificateurs M/*m*.

Génotypes Fréquences	AA p^2	A*a* $2p(1-p)$	*aa* $(1-p)^2$	Valeur sélective moyenne
M/M q^2	1	1	1 — S	$W_{MM} = 1 - (1-p)^2S$
M/*m* $2q(1-q)$	1	1 + R	1 — S	$W_{Mm} = 1 + 2p(1-p)R-(1-p)^2S$
m/*m* $(1-q)^2$	1 — S	1 — S	1 — S	$W_{mm} = 1 - S$

W, valeur sélective moyenne de la population, s'écrit :

$$W = q^2 W_{MM} + 2q(1-q) W_{Mm} + (1-q)^2 W_{mm}$$
$$= q^2 \mid 1 - (1-p)^2 S \mid + 2q(1-q) \mid 1 + 2p(1-p) R - (1-p)^2 S \mid + (1-q)^2 (1-S)$$

et passe par un maximum ou un minimum lorsque :

$$dW/dp = f(p, q^2) \quad \text{et} \quad dW/dq = f'(q, p^2)$$

sont nuls simultanément. Or dans ce cas particulier, $f = f'$ et, lorsque les dérivés sont égales, $p = q$.

d'où

$$dW/dp = -p(1-p)^2 S + (1-2p)(1-p) \mid 2pR - (1-p)S \mid + (1-p)S = 0$$

lorsque $p = q = 1$ et alors $W = 1$ (minimum)

$p = q = 0$ et alors $W = 1 - S$ (minimum)

$p = q = \dfrac{2(R+S)}{4R+S}$ à condition que $2R \geqslant S$

et alors

$$W = 1 + \frac{(2R+S)(2R-S)^3}{(4R+S)^3} \text{ maximum}$$

qui tend vers $1 + \dfrac{R}{4}$ quand S est négligeable par rapport à R.

2. S'il existe une liaison stricte entre A et m et a et M, W devient :

$$W = 1 - [p^2 + (1-p)^2]\,S + 2p(1-p)\,R$$

Qui passe par un maximum pour $W = 1 + \frac{R-S}{2}$ qui tend vers $1 + \frac{R}{2}$ quand R est négligeable par rapport à S.

3. Si l'on pose $R = xS$, les valeurs sélectives à l'équilibre s'écrivent : en cas d'indépendance :

$$W_i = 1 + S\frac{(2x+1)(2x-1)^3}{(4x+1)^3} = 1 + SY_i$$

en cas de liaison :

$$W_l = 1 + S\frac{x-1}{2} = 1 + SY_l$$

W_i et W_l sont égaux lorsque $(x-1)(32x^3 - 16x^2 - 20x + 1) = 0$.

C'est-à-dire pour $1{,}061 < x < 1{,}062$ dans la limite où $x \geqslant \frac{1}{2}$, c'est-à-dire $2R \geqslant S$.

Lorsque $x \to +\infty$, c'est-à-dire quand S est négligeable par rapport à R, Y_i tend vers $\frac{4x-7}{16}$.

A partir du moment où x est supérieur à 1,062 ($R > 1{,}062\,S$), la valeur sélective dans le cas de liaison croît plus vite que dans le cas d'indépendance. A la limite, si S est négligeable vis-à-vis de R, $\frac{W_l}{W_i} = 2\frac{(2+R)}{(4+R)}$.

4. L'expression du fardeau génétique est $\frac{W_{max} - W}{W_{max}}$. Dans ce cas, la valeur sélective du génotype le plus favorisé est $W_{max} = 1 + R$.

Si l'on compare les fardeaux en cas d'indépendance et en cas de liaison, on a : $\frac{F_l}{F_i} = \frac{W_{max} - W_l}{W_{max} - M_i} = \frac{x - Y_l}{x - Y_i}$ qui tend vers 2/3 lorsque S est négligeable vis-à-vis de R.

Ann. Amélior. Plantes, 1978, **28** (5), 501-511.

Note sur les caractères agronomiques des hybrides entre Fétuques élevées (*Festuca arundinacea* SCHREB) européennes et méditerranéennes avant et après doublement. Effets de la sélection dans les amphidiploïdes

J. JADAS-HÉCART et M. GILLET

Station d'Amélioration des Plantes Fourragères, I.N.R.A.
86600 Lusignan

Résumé

Les types européen et méditerranéen de fétuque élevée ($2n = 6x = 42$) se comportent comme deux espèces différentes : leurs hybrides F_1 sont stériles et la colchicine peut restaurer la fertilité. Le type méditerranéen, comparé à l'européen, est faible, dormant en été, croissant en hiver et sensible au froid. Les hybrides F_1 sont intermédiaires pour la plupart des caractères mais très vigoureux. Leur vigueur est perdue par doublement chromosomique, probablement à cause de l'état homozygote, qui supprime ou masque l'hétérosis des génotypes européen et méditerranéen. L'autofécondation de tels amphidiploïdes donne naissance à des familles très homogènes se comportant apparemment comme des lignées pures.

Notre programme de sélection vise à la commercialisation d'hybrides doubles entre ces familles amphidiploïdes, en espérant additionner l'hétérosis existant dans et entre génotypes hybrides associés.

Les premiers résultats montrent que les descendances des tests polycross entre de telles lignées « pures » amphidiploïdes donnent, en moyenne, un rendement aussi élevé que celui de la meilleure variété « européenne » et que le meilleur d'entre eux produit entre 8 et 27 p. 100 de plus, selon l'année, pourvu qu'une coupe précoce soit faite à la fin de l'hiver pour utiliser la bonne croissance hivernale.

On constate aussi que la production estivale est meilleure que celle du témoin, quand la sécheresse ne commence pas anormalement tôt. Il semble que leur assez bonne résistance au froid les adapte à la plupart des régions françaises.

Introduction

L'aire de répartition de la Fétuque élevée est très vaste; on la trouve dans des milieux aussi différents que la Suède et l'Afrique du Nord. Cette espèce comprend de nombreux types qui diffèrent par plusieurs caractères morphologiques et physiologiques, ou par leur niveau de ploïdie.

Deux types principaux diffèrent nettement : le type « européen » qui est répandu à travers presque toute l'Europe et dont sont issus la plupart des cultivars commerciaux, et le type « méditerranéen » que l'on trouve principalement en Afrique du Nord, en Israël et au Portugal.

Les plantes des deux types que nous utilisons dans notre programme de sélection sont hexaploïdes ($2n = 42$). Elles se croisent facilement entre elles; leurs descendances F_1 sont généralement très vigoureuses; mais toutes celles que nous avons observées étaient stériles. Par doublement chromosomique la fertilité est restaurée à un niveau variable selon l'origine des parents.

Caractères des écotypes méditerranéens

La plupart des écotypes que nous avons observés provenaient de Tunisie, quelques-uns d'Israël, Algérie ou Maroc.

Comparés aux témoins européens ils présentent les caractères communs qui sont illustrés par le tableau 1 :

— faible vigueur des plantules,
— forte tendance de toutes les plantes à épier dès l'année de semis,
— bonne croissance hivernale, démarrage tardif à l'automne,
— grande sensibilité au froid,
— faible croissance estivale,
— grande résistance aux maladies cryptogamiques,
— épiaison moyenne demi précoce après un hiver, avec une grande variation,
— homogénéité d'épiaison très variable en fonction des conditions hivernales précédentes.

TABLEAU 1

Observations effectuées à Lusignan sur 29 écotypes tunisiens implantés en 1969 et 39 implantés en 1971 en comparaison avec des variétés européennes témoins

Entre parenthèses : valeurs extrêmes

	Vigueur des plantules	% de plantes fleurissant l'année de semis	Date d'épiaison (médianes)		Hétérogénéité d'épiaison (1)	
	26-6-71	14-6-71	1970	1972	1970	1972
Variétés européennes :						
« Manade »	3.5	17	16-4		17	
« S 170 »	3.5	3	28-4	10-4	15	22
« Clarine »				2-5		17
Ecotypes tunisiens	2.0 (1.0-2.5)	85 (43-100)	6-5 (2-12/5)	17-4 (2/4-3/5)	20 (12-28)	34 (20-43)

(1) Nombre de jours entre 5 p. 100 et 95 p. 100 de plantes épiées.

Par exemple (tabl. 1), les dates d'épiaison furent beaucoup plus hétérogènes entre et à l'intérieur des écotypes tunisiens en 1970 qu'en 1972, car en 1970 la végétation démarra de bonne heure mais fut stoppée par des froids tardifs.

La bonne croissance hivernale et la grande résistance aux maladies de ces écotypes justifient leur utilisation dans un programme d'amélioration. Par contre leur sensibilité au froid, leur montaison rapide l'année du semis et leur hétérogénéité d'épiaison sous nos conditions climatiques sont des inconvénients sérieux.

Caractères des hybrides F_1

Nous avons étudié des hybrides F_1 issus de deux plantes.

1. — *Les caractères morphologiques* ainsi que ceux liés aux processus de floraison sont intermédiaires entre ceux des parents. En particulier la plupart des plantes montent à épiaison l'année du semis mais plus tardivement que le parent méditerranéen.

2. *La résistance aux rouilles* est presque totale.

3. *La vigueur* (les plantes parentales furent sélectionnées pour des caractères qualitatifs tels que la précocité, la flexibilité des feuilles, la résistance aux rouilles et le comportement estival, plus que pour la vigueur).

3.a. — *Vigueur en plantes espacées.* — Il apparaît en général un hétérosis net (tabl. 2). La variabilité entre hybrides est grande et on peut noter que quelques-uns sont beaucoup plus vigoureux que les plantes des variétés témoins.

TABLEAU 2

Rendement en matière sèche de 13 hybrides F_1 méditerranéens × européens en plantation espacée le 16 décembre 1972

20 plantes par hybride
5 éclats clonés par parent.

	Moyennes	Extrêmes
Parents européens	52	26-141
Parents méditerranéens . . .	26	8-40
Hybrides F_1	90	51-117

3.b. — *Rendement en gazon dense.* — Dans la mesure où nous disposions de suffisamment de semences, nous avons testé des hybrides en gazon dense. La première coupe après l'hiver fut effectuée en mars alors que la hauteur d'herbe atteignait 20 cm, afin d'exploiter la bonne croissance hivernale.

Le tableau 3 met également en évidence une grande variabilité entre hybrides F_1. En moyenne, par rapport aux témoins européens, ils produisent plus au prin-

TABLEAU 3

Rendement en matière sèche de 12 hybrides F_1, de 12 amphidiploïdes et d'1 variété tardive européenne (semis en 1973), en pourcentage de « S 170 »
Entre parenthèses : valeurs extrêmes.

	1973	1974			1975			1974 + 1975		
	Total	Printemps (2 coupes)	Été + automne	Total	Printemps (2 coupes)	Été + automne	Total	Printemps	Été + automne	Total
Variétés européennes										
« S 170 »	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100
« Clarine ».	120	95	98	97	96	90	93	96	94	95
Hybrides F_1	101 (79-111)	117 (81-165)	96 (84-116)	105 (86-135)	113 (102-119)	94 (88-104)	104 (95-110)	110 (98-142)	95 (81-109)	103 (93-122)
Amphidiploïdes (descendances de polycross) .	80 (54-107)	106 (100-113)	105 (90-123)	106 (95-118)	112 (104-124)	119 (109-129)	115 (107-127)	108 (103-118)	112 (101-126)	110 (103-122)
Rendement de « S 170 » (t/ha).	6,9	6,5	5,5	12,0	5,4	5,1	10,5	11,9	10,6	22,5

temps et moins en été-automne. Leur production moyenne annuelle est de 3 à 5 p. 100 plus forte que celle des témoins. Mais les meilleurs hybrides surclassent les témoins en toute saison, et donnent une production annuelle de 10 à 35 p. 100 supérieure.

4. *La résistance au froid*

En 1975, des froids tardifs, apparus peu après la première coupe, causèrent quelques dégâts aux limbes foliaires, et ce d'autant plus que la production avait été forte (fig. 1). Néanmoins ni la densité du gazon, ni la production ne furent notablement réduits chez ces hybrides F_1, tandis que le gazon de deux variétés méditerranéennes fut très dégradé dans un essai voisin identique, et demanda environ trois mois pour se reconstituer.

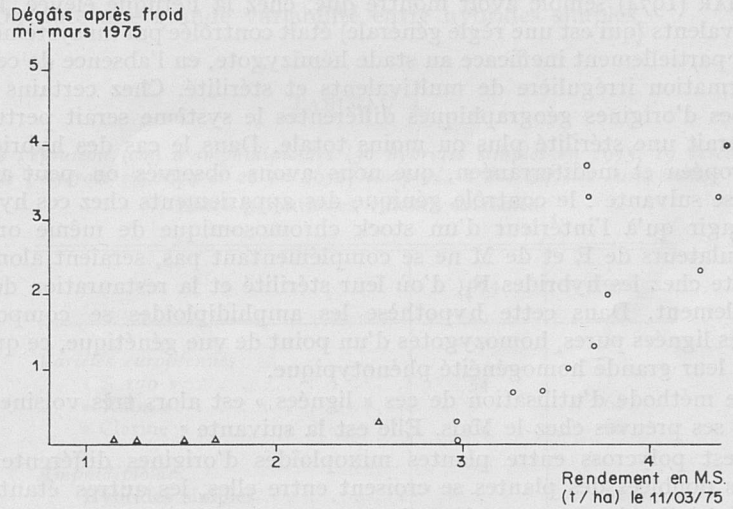


FIG. 1. — *Corrélation entre dégâts après froid (notés de 0 à 5) et rendement à la coupe précédente (moyennes de 4 répétitions)*

△ : variétés européennes : « S. 170 », « Festal », « Clarine », « Ludion », « Ludelle » et 1 variété non inscrite au Catalogue.
○ : hybrides F_1 non doublés.

Caractères et sélection des amphidiploïdes

1. — *Effets du doublement chromosomique*

Nous avons montré (JADAS-HÉCART et GILLET, 1974) que la fertilité peut être restaurée en doublant le nombre chromosomique par application de solution de colchicine à environ 4 p. 1 000 sur la base de talles végétatives de plantes hybrides. Les premiers résultats peuvent être résumés ainsi :

— le niveau de fertilité varie considérablement mais peut atteindre celui des variétés témoins,

— le doublement conduit à une perte de vigueur qui est parfois très importante; les familles C_1 obtenues par intercroisement de plantes amphidiploïdes issues de la même descendance hybride F_1 (croisements frères × sœurs) ont des vigueurs très variables en plantes isolées, mais ne donnent pas de bons rendements en gazon dense.

2. — *Structure génétique et méthode de sélection*

Appelons respectivement E et M les stocks chromosomiques des origines européenne et méditerranéenne. Un hybride F_1 entre E_1 et M_1 a un génotype E_1M_1 présentant un effet d'hétérosis. Doubler son nombre chromosomique l'amène à une structure $E_1E_1M_1M_1$ où chaque locus de E et chaque locus de M est à l'état homozygote, d'où peut-être la perte de vigueur.

Jauhar (1974) semble avoir montré que, chez la Fétuque élevée, la formation de bivalents (qui est une règle générale) était contrôlée par un système génique qui serait partiellement inefficace au stade hémizygote, en l'absence de ce contrôle il y a formation irrégulière de multivalents et stérilité. Chez certains hybrides entre types d'origines géographiques différentes le système serait perturbé et il en résulterait une stérilité plus ou moins totale. Dans le cas des hybrides entre types européen et méditerranéen, que nous avons observés on peut alors faire l'hypothèse suivante : le contrôle génique des appariements chez ces hybrides ne pourrait agir qu'à l'intérieur d'un stock chromosomique de même origine; les gènes régulateurs de E et de M ne se complémentant pas, seraient alors à l'état hémizygote chez les hybrides F_1, d'où leur stérilité et la restauration de fertilité par doublement. Dans cette hypothèse les amphidiploïdes se comporteraient comme des lignées pures, homozygotes d'un point de vue génétique, ce que semble confirmer leur grande homogénéité phénotypique.

Notre méthode d'utilisation de ces « lignées » est alors très voisine de celle qui a fait ses preuves chez le Maïs. Elle est la suivante :

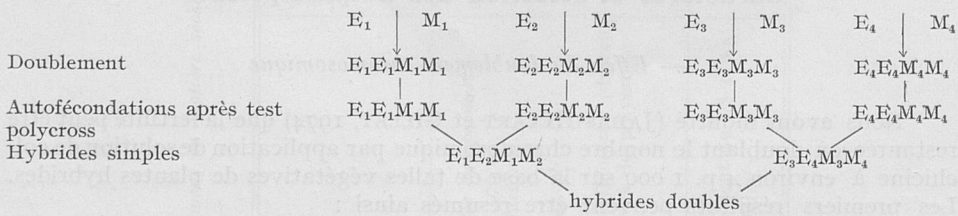
— Test polycross entre plantes mixoploïdes d'origines différentes. Seules les parties doublées des plantes se croisent entre elles, les autres étant stériles.

— Multiplication par autofécondation des plantes ayant la meilleure aptitude à la combinaison. On suppose que cela conserve leur génotype grâce à leur homozygotie de principe.

— Obtention d'hybrides simples entre de telles lignées.

— Commercialisation d'hybrides doubles par croisements entre hybrides simples au champ, la compétition pollinique étant censée permettre le croisement.

Le diagramme suivant résume cette méthode :



3. — *Caractères après sélection*

Les plantes amphidiploïdes ont des organes (talles et feuilles) plus grands mais moins nombreux que les diploïdes, et une plus grande teneur en eau.

Des descendances de polycross de plantes mixoploïdes d'origine différente furent installées en plantes espacées et en essais en gazon dense en 1973 et 1975. Dans ce dernier cas, elles furent comparées à des hybrides simples entre lignées I_1.

a) *Vigueur en plantes espacées*

La hauteur à l'épiaison fut mesurée en 1974 et 1976 (tabl. 4). Les dates d'épiaison s'étalent entre celles des deux variétés témoins. En moyenne les plantes furent aussi hautes que le témoin le plus haut et quelques-unes dépassèrent cette hauteur. On note une grande variabilité entre hybrides simples.

TABLEAU 4

Hauteur à l'épiaison (cm) d'amphidiploïdes (36 hybrides simples en 1975, 19 descendances de polycross en 1974 et 28 en 1976) comparés à des variétés européennes

Entre parenthèses valeurs extrêmes

	1974	1976
Variétés européennes		
« S 170 »	54	
« Raba ».		62
« Clarine »	64	66
Amphidiploïdes		
Hybrides simples		62 (53-76)
Descendances de polycross. . .	64 (57-77)	66 (61-72)

b) *Rendement en gazon dense*

Le tableau 3 montre que les hybrides F_1 (non doublés) et les amphidiploïdes ont un rendement annuel comparable mais avec une répartition saisonnière de la croissance différente : les amphidiploïdes produisent un peu moins au printemps mais davantage en été.

La comparaison des tableaux 3 et 5 montre que les amphidiploïdes donnent toujours une forte production printanière mais que leur rendement estival est variable.

En conditions favorables (1975) le meilleur produit 27 p.c. de plus que le témoin (tabl. 3). Même en conditions difficiles (1976), le meilleur d'entre eux surclasse le témoin de 8 p. 100 (tabl. 6).

TABLEAU 5

Répartition saisonnière de la production de 4 amphidiploïdes dans les premières années d'exploitation (1974 et 1976) : Rendement en matière sèche en pourcentage d'une variété européenne très productive en été : « Clarine »

	Coupe 1		Coupe 2		Coupe 3		Coupe 4		Coupe 5		Coupe 6	
	25/3 1974	3/3 1976	24/4 1974	21/4 1976	6/6 1974	26/5 1976	12/8 1974	10/8 1976	20/9 1974	7/10 1976	29/10 1974	4/11 1976
« Clarine »	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100
Amphidiploïdes (descendances de polycross)	133	221	97	90	136	97	126	77	91	91	87	101
Rendement de « Clarine » (t/ha)	2,6	1,2	3,6	4,7	2,6	2,5	0,4	1,1	1,7	2,8	0,7	1,0

TABLEAU 6

Comportement des amphidiploïdes en année difficile (1976) par rapport aux variétés témoins « Clarine » et « Raba »

Rendements en matière sèche en pourcentage des variétés témoins

	1975 (Année du semis)	A_1 = 1976		Total
		Printemps (2 coupes)	Été + automne	
1. *Moyennes des amphidiploïdes*				
Hybrides simples				
p.c. « Clarine »	115	105	81	92
p.c. « Raba »	124	93	97	95
Descendances de polycross				
p.c. « Clarine »	121	115	86	101
p.c. « Raba »	130	101	103	104
2. *Le meilleur*				
Hybride simple				
p.c. « Clarine »	136	108	92	99
p.c. « Raba »	146	96	110	102
Descendances de polycross				
p.c. « Clarine »	150	124	95	108
p.c. « Raba »	161	109	113	111
3. *Rendement*				
« Clarine »	3,7	5,9	7,4	13,3
« Raba »	3,4	6,7	6,2	12,9

c) *Répartition saisonnière de la production*

Parmi les amphidiploïdes semés en essais en 1973 et 1975, quatre étaient les mêmes. Leurs rendements à toutes les coupes de la première année d'exploitation (tabl. 5) permettent de comparer la répartition saisonnière de la production sur deux années de climat différent.

La première coupe très précoce est toujours très productive, beaucoup plus que celle des témoins; la résistance au froid est du même niveau que celle des hybrides non doublés.

Chez toutes les graminées il existe une forte corrélation négative entre la première et la deuxième coupe, et une corrélation positive entre le total des deux et la première. Il n'est donc pas surprenant que les amphidiploïdes produisent moins que les témoins à la deuxième coupe, le total des deux coupes étant supérieur.

La production d'automne est toujours faible. Quant à la production estivale, elle est meilleure que celle des témoins en 1974, plus faible en 1976. Les deux étés furent très secs mais la sécheresse apparut anormalement tôt en 1976. En effet, la perte de production débute dès le 26 mai en 1976.

Conclusions

La restauration de la fertilité suivie de sélection et multiplication semble une méthode prometteuse pour aboutir à une utilisation agronomique de la grande vigueur des hybrides entre fétuques élevées d'origines européenne et méditerranéenne. Les amphidiploïdes produisent, en moyenne, autant que la meilleure variété « européenne ». Les meilleurs d'entre eux sont donc nettement supérieurs.

Le meilleur moyen de valoriser leurs potentialités est d'effectuer un pâturage précoce à la fin de l'hiver.

Ceci suggère qu'ils sont moins adaptés aux régions où l'hiver est long et dur, bien qu'ils soient capables de supporter des froids beaucoup plus sévères que les types méditerranéens purs.

Une production estivale peut procurer des pâtures très intéressantes tant que la sécheresse ne commence pas trop tôt ou n'est pas trop sévère.

Le nouveau matériel est donc prometteur pour allonger la saison de pâturage, à la fois au début du printemps et en été.

La répartition saisonnière de production est beaucoup plus intéressante dans les conditions françaises que celle des meilleures variétés d'origine méditerranéenne : leur moindre supériorité à la fin de l'hiver est plus que compensée par une résistance au froid acceptable dans la plupart des régions françaises et leur croissance estivale est bonne.

Reçu pour publication en juin 1978.

Summary

Note on agronomic characters of hybrids between european an mediterranean tall fescue (Festuca arundinacea SCHREB.) *before and after doubling chromosome number*
Effect of selection within amphidiploids

European and Mediterranean types of tall fescue ($2n = 42$) behave like different species: their F_1 hybrids are sterile and colchicine can restore fertility. The Mediterranean type, as compared with the european one, is weak, summer dormant, winter growing and frost susceptible. F_1 hybrids are intermediate for most characters but very vigorous. This vigour is lost by doubling chromosome number, presumably owing to the homozygous state, overcoming the heterosis between European and Mediterranean genomes. Selfing such amphidiploids gives rise to apparently homogeneous families, probably behaving genetically as pure lines.

Our breeding programme is thus based on commercialisation of double crosses between such lines, hoping to add the heterosis within each parental genome to that between them.

First results show that progenies of polycross tests between such amphidiploid « pure » lines give on an average so high a yield as the best european variety, and that the best of them produces between 8 and 27 p. 100 more, according to the year, provided an early cut is made at the onset of the spring to utilize the good winter growth. Summer yield is also better than the standard, when the summer drought doesn't begin abnormally early. Their fairly good frost resistance seems to make them adapted to most of french regions.

Références bibliographiques

LEWIS E. J., 1963. Hybrids between geographic races of *Festuca arundinacea* Schreb. *Rep. Welsh. Pl. Breeding Stn for* 1962, 26-27.

MALIK C. P. et THOMAS P. T., 1966. Chromosomal polymorphism in *Festuca arundinacea*. *Chromosoma*, **18**, 1-18.

JADAS-HECART J. et GILLET M., 1973. Problems posed by a sterile hybrid between two types of tall fescue, European and Mediterranean. *Proc. Meet. Fodder Crops Section of EUCARPIA*, Wageningen, 21-24 mai 1973.

EVANS G. M., ASAY K. H. and JENKINS R. G., 1973. Meiotic irregularities in hybrids beetwen diverse genotypes of tall fescue. *Crop Sci.*, **13**, 376-379.

JAUHAR P. P., 1974. Genetic control of chromosome pairing in polyploid fescue : its phylogenetic and breeding implications. *Rep. Welsh. Pl. Breeding Stn.*, 114-127.

JAUHAR P. P., 1975. Genetic control of chromosome pairing in polyploid fescues and its breeding implications. in *Ploidy in fodder plants. Eucarpia. Report of the meeting of the Fodder Crops Section* at the Swiss Federal Research Station for Agronomy, Zurich. Reckenholz 23-25 avril 1975, 167-170.

Ann. Amélior. Plantes, 1978, **28** (5), 513-527.

Influence de la température et des caractères des races d'*Heterodera avenae* Woll sur la validité d'un test en conditions contrôlées, utilisable en sélection des céréales

Françoise PERSON* et G. DOUSSINAULT**

**Laboratoire de Recherches de la Chaire de Zoologie, E.N.S.A., I.N.R.A.*
Centre de Recherches de Rennes
65, rue de Saint-Brieuc, 35042 Rennes Cedex
***Station d'Amélioration des Plantes, INRA,*
Domaine de la Motte-au-Vicomte B.P. 29, 35650 Le Rheu

Résumé

De jeunes plantules de céréales sont cultivées en boîte de Pétri sur milieu gélosé et les racines infectées avec des larves issues de races françaises déterminées d'*Heterodera avenae*. L'analyse de la formation des femelles sur les racines permet de tester le comportement de variétés de céréales vis-à-vis de ce parasite. Les résultats sont comparables à ceux obtenus lors des tests réalisés en conditions extérieures sur du sol infesté, à condition de respecter certains impératifs expérimentaux.

En effet, les races Fr3 et Fr4 sont moins virulentes que les races Fr1 et Fr2 et nécessitent un inoculum de départ de 48 larves par boîte de Pétri double de celui utilisé pour les races Fr1 et Fr2.

A de hautes températures voisines de 23 °C la résistance de certaines variétés disparaît, par contre le développement des femelles étant gêné, la sensibilité d'autres variétés peut ne plus s'exprimer. L'influence de cette température est plus nette pour la race septentrionale Fr4 que pour la race Fr1 méridionale. Les tests sont donc réalisés à des températures comprises entre 13 et 18 °C.

Ce test en conditions contrôlées est fiable, facile à mettre en place et donne une réponse rapide. Il a été utilisé pour sélectionner un matériel résistant à *Heterodera avenae* dans la descendance de l'hybride 3 voies (« Loros » × F_1 (« Capitole » × « Roazon »)).

I. — Introduction

Les variétés de céréales résistantes à *H. avenae* permettent la pénétration du nématode dans les racines et la formation des mâles mais s'opposent au développement des femelles et font chuter ainsi les populations de ce parasite (*).

(*) Cette résistance n'a rien à voir avec les pertes de rendement subies par le végétal; dans ce cas c'est le phénomène de tolérance qui entre en jeu et ce n'est pas l'objet de l'étude.

Lorsqu'il y a formation de femelles sur le système racinaire la variété est dite sensible et son niveau de sensibilité est mesuré par le nombre plus ou moins élevé de femelles. Cette mesure ne fait pas référence à une réaction de l'hôte, en particulier à un dommage ou à une tolérance.

L'appréciation du comportement des variétés vis-à-vis du nématode se pratique actuellement en conditions naturelles dans du sol contaminé naturellement ou artificiellement (Rivoal, 1977). Nous avons recherché une méthode fidèle mais rapide de mesure de la résistance des génotypes de céréales à *H. avenae* qui élimine les variations non contrôlées du climat, du sol, de la quantité d'inoculum. Elle consiste à cultiver de jeunes plantules de céréales en boîte de Pétri, sur eau gélosée, à les infester avec un nombre de larves issues d'une population déterminée et à analyser l'évolution de ces différentes larves jusqu'au stade adulte femelle. Cette technique permet de pratiquer les analyses à n'importe quelle période de l'année et d'avoir la réponse des génotypes en un temps beaucoup plus court que pour les essais réalisés à l'extérieur où il faut 8 mois pour les variétés d' « hiver ».

L'expression de la résistance dépendant de 3 facteurs principaux, nous proposons de décrire leur influence dans la mise au point de la technique.

La race de nématode utilisée

Elle est définie par son agressivité, qui en nématologie est la capacité du nématode à se développer sur une gamme d'hôtes déterminée. En France, 4 races ont été ainsi caractérisées (Rivoal, 1977). La virulence est mesurée par l'intensité de l'attaque d'une race vis-à-vis d'une variété sensible.

L'importance de l'inoculum

Il faut trouver le nombre optimum de larves à inoculer dans les racines pour que la sensibilité de la plante soit décelée systématiquement sur chaque boîte. En effet les conditions extérieures ont mis en évidence une différence d'action d'une même quantité d'inoculum selon la race (Rivoal, 1977).

La température

Ce facteur est important à considérer, car pour deux autres espèces de nématodes (*Meloidogyne incognita* ou *arenaria*), Laterrot (1973) a mis en évidence le fait que des températures élevées empêchaient l'expression de la résistance de la tomate dite « Hybride de Smith ». Le même phénomène a été observé par Grunbacher (1962) dans le cas de *Ditylenchus dipsaci* et de la luzerne « Lahontan ».

L'influence de ces 3 paramètres sur la validité de la technique sera étudiée en comparaison avec les résultats obtenus dans les conditions extérieures.

Au sein de l'espèce « Blé tendre » divers géniteurs de même origine ont été trouvés résistants : « Aus 10894 » (O'Brien, 1972), « Aus 11577 » (Brown, 1974 *a* et *b*) et « Loros CI 3779 » (Nielsen, 1966). Les facteurs de résistance de « Loros » ont été localisés sur le chromosome 2B (Slootmaker, 1974). Les premiers travaux effectués par Rivoal (non publié) ont consisté à vérifier la validité de la résistance de « Loros » vis-à-vis des 4 races présentes en France. L'étude des parents, de la

F_1 et de la F_2 entre « Loros » et des variétés sensibles a montré que dans le cas des 4 populations du Nématode identifiées en France la résistance de « Loros » est due à l'allèle dominant d'un seul gène. En Australie, il semble que la résistance de « Loros » soit contournée par une nouvelle race (Brown, 1974*b*, O'Brien et Fisher, 1974, Brown et Ellis, 1976). Compte tenu du faible pouvoir de dispersion propre à *H. avenae*, il semble cependant intéressant, au moins dans une première étape, d'introduire la résistance de « Loros » chez les variétés françaises de Blé; en effet, si par suite de mutations, d'hybridations entre races ou d'introduction d'une race agressive vis-à-vis de « Loros », cette résistance venait à être contournée en France, la nouvelle race n'intéresserait probablement qu'un faible secteur qui ne devrait gagner que lentement du terrain, compte tenu du développement des épidémies de ce nématode.

Dans une étape ultérieure, nous proposons d'utiliser la résistance d'*Aegilops ventricosa* 11 qui est différente de celle de « Loros » puisqu'elle se trouve obligatoirement sur l'un des deux génomes D ou M de l'*Aegilops* et que la résistance de « Loros », est située sur un autre génome (B).

II. — Matériel et méthodes

1.1. — *Matériel*

Nématodes

Les larves infestantes utilisées appartiennent aux 4 races françaises d'*Heterodera avenae*. Les larves sont issues de kystes extraits de sol infesté et conservés dans l'eau. Leur éclosion est stimulée par des passages successifs de deux mois à 20 °C et deux mois à 5 °C (Rivoal, 1978).

Variétés de céréales

Cinq variétés de Blé et une d'Orge dont le comportement au champ et en conditions extérieures est connu (Rivoal, 1977) nous servent de référence pour l'étude de la validité de notre méthode de jugement. Elles ont été choisies pour la variabilité de réponse qu'elles présentent vis-à-vis d'une attaque d'*Heterodera avenae*. « Hardi » et « Capitole » sont des variétés sensibles qui favorisent une multiplication abondante du nématode. Le niveau de résistance des plantes de la lignée « V.P.M. 1.1.1.2. R_4 » est variable; cette lignée ne semble pas fixée pour ce caractère. La lignée « Loros » possède un haut niveau de résistance, quelques plantes permettent cependant le développement de quelques rares femelles.

« Australian 10894 » présente une immunité totale. La variété d'Orge « P 31.322.1 » multiplie seulement la race Fr_1, elle est résistantea ux autres races.

L'application de la méthode en vue de la sélection pour la résistance, sur du matériel végétal en disjonction s'est faite sur la descendance de l'hybride trois voies : (« Loros » × F_1 (« Capitole » × « Roazon »)). Le croisement a été suivi en sélection généalogique, les premières analyses nématologiques ont été faites sur la récolte du mélange des plantes des lignes F_3 retenues.

Planche I

Aspect de racines de blés infectées par *H. avenae* après culture à 13 °C-16 °C

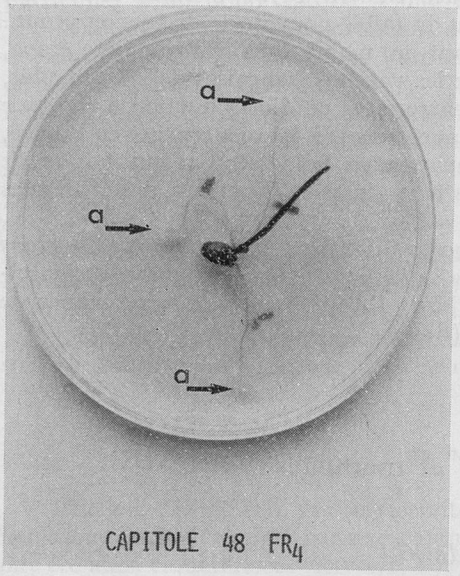


Fig. 1. — *Blé sensible, 5 jours après infection.*

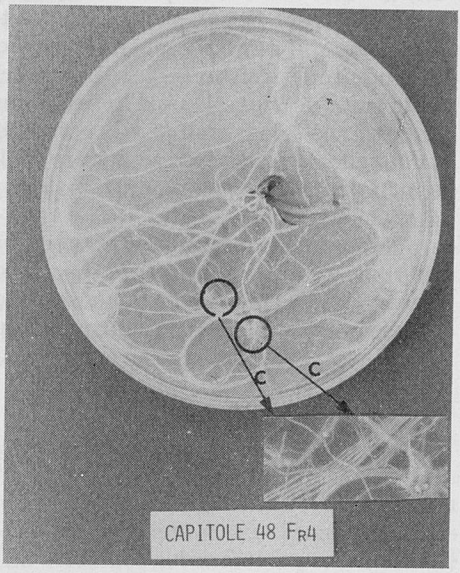


Fig. 2. — *60 jours après infection.*

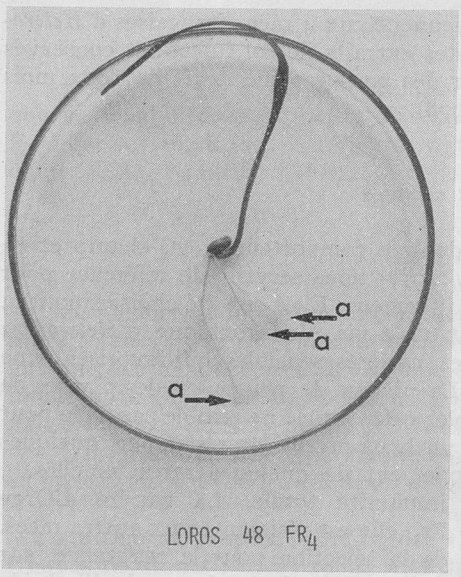


Fig. 3 — *Blé résistant, 7 jours après infection.*

a : Modification de la croissance de la racine
b : Arrêt de croissance de la racine
c : Formation de femelles blanches gravides

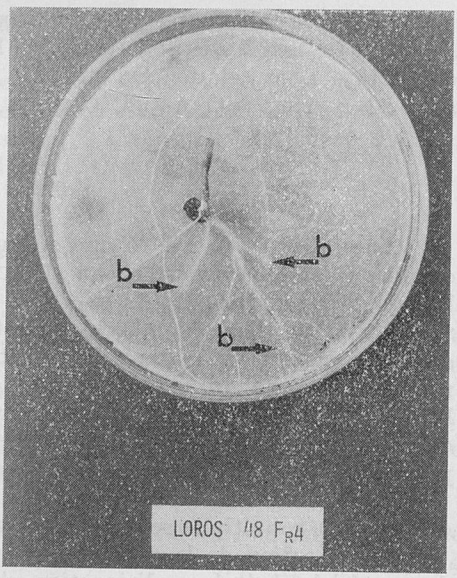


Fig. 4. — *60 jours après infection.*

1.2. — *Méthodes*

Pour chaque race d'*Heterodera avenae* les larves infestantes sont déposées sur la gélose au niveau de la coiffe et sous la racine de la céréale à analyser (RIVOAL *et al.*, 1978). Les trois premières racines séminales formées dans chaque boîte de Pétri sont inoculées. Pour chaque variété, on réalise dix répétitions d'un grain par boîte de Pétri; seules sont retenues pour l'analyse les boîtes qui sont restées humides et indemnes de contamination. La quantité d'inoculum déposée est variable : elle est de 4, 8 ou 16 larves par coiffe. Très souvent, la croissance de la racine est arrêtée à la suite de la pénétration simultanée de 8 larves. Par ailleurs, à l'intérieur de la racine, il semble pouvoir exister une compétition importante entre larves, ce qui les empêche de se développer toutes; certaines restent bloquées à des stades divers. Pour limiter ce phénomène de compétition, nous utilisons un inoculum de 4 larves déposées en deux fois à vingt-quatre heures d'intervalle. Les deux premières larves pénétrées ne peuvent arrêter la croissance de la racine et la coiffe s'éloigne du lieu de pénétration. Une flèche dessinée sur la boîte de Pétri au niveau du lieu de dépôt des larves permet de vérifier que les femelles adultes sont bien retrouvées à proximité de ce repère alors que la coiffe est alors très éloignée de ce lieu (Planche I, fig. 1 et 3). Les larves pénètrent rapidement (MUGNIERY et PERSON, 1976) et il y a peu de risques qu'elles soient encore à l'extérieur de la racine vingt-quatre heures après l'inoculation. Il y a donc deux larves au maximum pénétrées en un même lieu lorsque nous utilisons un inoculum de quatre larves déposées en deux fois.

Pour que le nématode puisse pénétrer facilement dans la racine, il importe que celle-ci adhère parfaitement à la gélose. Une température de 20 °C pendant les vingt-quatre heures qui suivent l'inoculation favorise également la pénétration des larves (DAVIES et FISHER, 1976). Dans ces conditions le taux de pénétration est voisin de 80 p. 100 quelle que soit la race considérée, si les larves utilisées sont fraîchement écloses.

Les boîtes sont placées dans des enceintes à températures comprises entre 13-16 °C, 17-18 °C, 20-21 °C, 23-23,5 °C, avec une photopériode de 16 heures d'éclairement par 24 heures et analysées respectivement 60, 45, 40 et 30 jours après l'inoculation (Planche 1, fig. 2). Ce délai est nécessaire à la formation du nombre maximal de femelles; il a été déterminé, au cours d'expériences préliminaires. Après recherche dans la gélose, les femelles sont prélevées à l'aide d'une aiguille lancéolée, stockées dans de petits tubes puis dénombrées. Si nécessaire, l'existence de différences entre variétés pour le nombre d'individus femelles développés est analysée statistiquement au moyen du test non paramétrique de KRUSKALL-WALLIS.

III. — Résultats et discussion

Trois facteurs principaux sont étudiés. Ils jouent un rôle dans l'expression du comportement des variétés de céréales : la race d'*H. Avenae* considérée, la quantité d'inoculum, la température durant la culture. Nous sommes ensuite conduits à envisager les interactions qui existent entre ces trois facteurs, puisque chaque race répond d'une manière différente aux variations de la température et à la quantité d'inoculum. De plus, il est nécessaire de comparer les résultats

obtenus par cette méthode avec ceux des analyses faites dans les conditions extérieures. Enfin nous donnerons les premiers résultats de l'application de cette méthode à la sélection de variétés possédant un bon niveau de résistance.

2.1. — *Influence de la nature de la race*

Pour que le test soit rapide à mettre en place, nous utilisons une quantité d'inoculum assez faible de 8 larves par coiffe mais suffisante pour permettre de déceler de façon sûre les différences de comportement entre variétés. Les boîtes de Pétri après avoir passé une journée à 20 °C sont ensuite placées dans l'enceinte climatisée à 13-16 °C. En effet, ces températures sont les plus voisines de celles enregistrées à l'extérieur quand les larves se trouvent au début de leur croissance après leur éclosion au début du printemps.

TABLEAU I

Influence de la race sur l'expression de la sensibilité ou de la résistance de certaines variétés de blé et d'orge

Variété \ Race	Fr1		Fr2		Fr3		Fr4	
	m	(*p*)	*m*	(*p*)	*m*	(*p*)	*m*	(*p*)
Blé								
« Hardi ».	5,7	(2-13)	4,5	(1-8)	1,0	(0-3)	2,4	(0-7)
« Capitole ».	5,5	(3-9)	6,7	(3-10)	1,6	(0-6)	0,9	(0-2)
« VPM 1.1.1.2. R_4 » .	3,3	(1-6)	4,0	(2-7)	0,9	(0-3)	0,3	(0-1)
« Loros »	0,4	(0-2)	0	(0)	0	(0)	0	(0)
« Aus. 10894 ». . . .	0	(0)	0	(0)	0	(0)	—	—
Orge								
« P 31.322.1 » . . .	3,5	(1-7)	0	(0)	0	(0)	0	(0)

— Inoculum de départ : 3 × 8 larves par boîte de Pétri, 8 à 10 répétitions par traitement, température 13-16 °C.
— *m* : Nombre moyen de femelles formées par boîte de Pétri.
— (*p*) : Nombres extrêmes des femelles formées par boîte de Pétri.

Le tableau I montre une différence dans l'expression de l'agressivité des quatre races. L'Orge P31-322-1 ne permet le développement des femelles que de la race Fr1. Cette observation est en accord avec les résultats obtenus par les autres méthodes (RIVOAL, 1977).

Dans les conditions de l'expérience, on relève une grande différence de virulence entre les races. Le nombre moyen de femelles formées par boîte est de l'ordre de cinq pour les variétés sensibles « Hardi » et « Capitole » pour les races Fr1 et Fr2; il n'est que de un dans le cas des races Fr3 et Fr4 qui sont donc nettement moins virulentes. Certaines boîtes inoculées avec les races Fr3 et Fr4 ne présentent aucune femelle. Aussi le niveau d'inoculation avec ces deux races ne semble-t-il

pas suffisant pour que la sensibilité des variétés s'exprime systématiquement. La lignée « V.P.M. 1.1.1.2 R_4 » qui présente un niveau faible de résistance entraîne une diminution du nombre de femelles formées pour chaque race. On ne trouve une formation de femelles sur « Loros », lignée possédant un haut niveau de résistance, qu'avec la race Fr1. Le blé « Aus 10 894 » présente lui une immunité complète.

Ces résultats sont en accord avec ceux obtenus par RIVOAL. Cette méthode apparaît donc utilisable pour mesurer la virulence et l'agressivité des races d'*H. avenae*.

2.2. — *Influence de la quantité d'inoculum*

La sensibilité des variétés n'est pas révélée systématiquement après inoculation avec 8 larves d'*H. avenae* des races Fr3 et Fr4, nous avons donc été amenés à rechercher les conditions d'infestation à employer pour ces races.

Si le nombre de 8 larves par coiffe est insuffisant c'est peut-être du fait que peu d'individus sont susceptibles de se développer jusqu'à l'état de femelle adulte. Nous avons donc porté à 16 le nombre de larves par coiffe.

S'il existe une compétition très forte entre larves à l'intérieur de la racine, nous pensons pouvoir diminuer cet effet par l'inoculation successive de 2 larves près de la coiffe à 24 heures d'intervalle.

Le tableau 2 montre que seul le dépôt de 16 larves par racine permet à la sensibilité de « Hardi » et de « Capitole » de s'exprimer régulièrement sur toutes les plantes. La résistance de « Loros » est maintenue à ce niveau d'inoculum.

TABLEAU 2

Influence de la quantité i *de larves infestantes appartenant aux races françaises Fr3 et Fr4 d'*H. avenae *sur leur évolution en femelles adultes*

Races	Variété de blé	$i = (2 \times 2) \times 3$			$i = 8 \times 3$			$i = 16 \times 3$		
		m	(*p*)	*q*	*m*	(*p*)	*q*	*m*	(*p*)	*q*
Fr4	« Hardi ».	1,6	(0-5)	13,3	2,4	(0-7)	9,9	5,8	(2-11)	12,0
	« Capitole ». . . .	1,3	(0-2)	10,8	0,9	(0-2)	3,6	5,2	(1-11)	10,8
	« VPM1.1.1.2. R_4 ».	0,9	(0-3)	7,5	0,3	(0-1)	1,0	3,8	(1-11)	8,0
	« Loros ».	0	(0)	0	0	(0)	0	0	(0)	0
Fr3	« Hardi ».	0,1	(0-1)	1,0	1,0	(0-3)	4,2	4,2	(1-11)	6,7
	« Capitole ». . . .	0,2	(0-1)	1,9	1,6	(0-6)	6,7	3,5	(1-7)	7,3
	« VPM1.1.1.2. R_4 ».	0	(0)	0	0,9	(0-3)	3,7	3,4	(0-5)	5,5
	« Loros ».	0	(0)	0	0	(0)	0	0	(0)	0

— Température de l'expérience 13-16 °C, 8 à 10 répétitions par traitement.
— *m* : Nombre moyen de femelles formées par boîte de Pétri.
— (*p*) : Nombres extrêmes des femelles formées par boîte de Pétri.
— *q* : Pourcentage de femelles formées par rapport au nombre de larves inoculées.

Par contre, le dépôt successif de 2 larves par racine n'améliore pas le pourcentage de formation de femelles; on ne peut donc guère conclure à la compétition entre larves dans ce cas.

Si l'on compare le pourcentage de larves qui évoluent en femelles adultes, on peut constater une augmentation dans le cas de Fr3 selon le nombre de larves déposées. Ce n'est pas le cas avec Fr4, race pour laquelle c'est le dépôt simultané de 8 larves qui donne le moins bon résultat.

Pour expliquer ces résultats, on peut supposer que la présence simultanée d'un nombre assez grand de larves Fr3 les feraient agir en synergie, ce qui faciliterait leur développement. L'inversion du sexe des larves infestantes en fonction de la densité de l'inoculum pourrait également intervenir. La détermination du sexe chez *Heterodera rostochiensis* peut en effet être modifiée par l'environnement, de manière épigénétique, les conditions adverses favorisant le développement des larves en individus mâles (Den Ouden, 1960 et Trugdill, 1967). Cependant cette dernière hypothèse ne s'applique pas au cas d'*Heterodera avenae* puisque la diminution de la concurrence entre larves n'entraîne pas une augmentation de pourcentage de femelles formées. Le fait qu'un certain nombre de plantes échappent à l'infection, lorsque l'inoculum est peu abondant, se retrouve dans le cas d'attaque par de nombreux parasites; c'est le cas en particulier de *Cercosporella herpotrichoides*, agent du Piétin-verse (Jahier, 1978).

Les larves de Fr4 entraînent souvent des réactions violentes sur des variétés sensibles qui se manifestent par des nécroses sur les racines aux lieux de pénétration. La variété d'orge « Ortolan » réagit particulièrement violemment et de ce fait, par hypersensibilité, inhibe le développement d'un grand nombre de larves. Il en résulte donc que cette race paraît moins virulente que les trois autres.

Encore une fois, ces résultats sont en accord avec ceux de Rivoal (1977) obtenus à l'extérieur. Cet auteur utilise également dans ses analyses des quantités d'inoculum plus importantes pour la race Fr3 (60 kystes) que pour les races Fr2 et Fr4 (30 kystes) et la race Fr1 (20 kystes). Dans cette méthode, l'inoculum est apporté sous forme de kystes; aussi, le nombre de larves infestantes est-il inconnu. Le nombre dépend du taux de remplissage des kystes, du pourcentage d'éclosion des larves. On ne peut bien sûr comparer les niveaux d'inoculum employés dans ces deux méthodes. Cependant les taux de multiplication de Fr3 et Fr4, exprimés en nombre moyen de kystes issus d'un seul kyste de départ sont presque toujours inférieurs à ceux de Fr1 et Fr2.

2.3. — *Influence de la température*

Compte tenu des résultats enregistrés sur la quantité d'inoculum nécessaire à l'expression de la sensibilité, nous avons réalisé des inoculations de 8 larves par coiffe pour les races Fr1 et Fr2 et de 16 larves par coiffe pour les races Fr3 et Fr4. Pour assurer une pénétration identique pour toutes les températures, les boîtes sont laissées pendant vingt-quatre heures à 20 °C avant d'être placées dans les différentes enceintes climatisées. C'est donc bien l'effet de la température sur le développement des larves en individus femelles qui est mesuré ici.

Pour les races Fr1 et Fr3, le nombre le plus important de femelles est formé à 17°-18 °C (tabl. 3 et 4) sur les variétés sensibles « Hardi » et « Capitole » alors que pour les races Fr2 et Fr4 ce sont les températures de 13° à 16 °C qui sont les plus favorables.

A 23 °C le nombre de femelles formées est inférieur à celui observé aux autres

TABLEAU 3

Influence de la température sur le niveau de résistance des céréales à H. avenae (*races Fr1-Fr2*)

Variété \ Température	13-16 °C			17-18 °C			20-21 °C			23-23,5 °C	
	m	(*p*)		*m*	(*p*)		*m*	(*p*)		*m*	(*p*)
Race Fr. 1 — *Blé* :											
« Hardi »	5,7	(2-13)	H = 11,8*	8,9	(5-14)	H = 8,0*	5,25	(4- 8)	H = 0,1	5,9	(2-11)
« VPM 1.1.1.2. R_4 »	3,25	(1- 6)	H = 5,1*	5,3	(2- 8)	H = 6,1*	4,8	(1- 7)	H = 1,9	3,7	(1- 6)
« Capitole »	5,5	(3- 9)		8,6	(5-13)		6,4	(2-11)		5,2	(1-12)
« Loros »	0,37	(0- 2)		0,2	(0- 2)		0,2	(0- 1)		0,55	(0- 2)
« Aus 10894 »	0	(0)		—	—		—	—		0	(0)
Orge :											
« P 31.322.1 »	3,5	(1- 7)		—	—		—	—		2,0	(0- 4)
Test KRUSKALL WALLIS sur variétés sensibles	H = 19,9*			H = 10,3*			H = 25,3*			—	
Race Fr. 2 — *Blé* :											
« Hardi »	4,5	(1- 8)	H = 0,1	4,4	(2- 8)	H = 0,3	2,7	(1- 6)		1,6	(0- 3)
« VPM 1.1.1.2. R_4 »	4,0	(2- 7)	H = 4,9	3,4	(1- 7)	H = 0,2	2,4	(0- 4)		1,8	(0- 4)
« Capitole »	6,7	(3-10)		3,8	(1- 7)		3,3	(1- 8)		2,1	(1- 5)
« Loros »	0	(0)		0	(0)		0,1	(0- 1)		0,1	(0- 1)
« Aus. 10894 »	0	(0)		—	—		—	—		0,4	(0- 1)
Orge :											
« P 31.322.1 »	0	(0)		—	—		—	—		2,1	(0- 4)
Test KRUSKALL WALLIS sur variétés sensibles	H = 2,6			H = 2,0			H = 1,3			—	

— Inoculum : 3 × 8 larves par boîte de Pétri, 8 à 10 répétitions par traitement.
— H* : Différence significative au seuil 5 p. 100, test de KRUSKALL-WALLIS.
— *m* : Nombre moyen de femelles formées par boîte de Pétri.
— (*p*) : Nombres extrêmes des femelles formées par boîte de Pétri.

TABLEAU 4

Influence de la température sur le niveau de résistance des céréales à H. avenae *(races Fr3-Fr4)*

Variété \ Température	13-16 °C			17-18 °C			20-21 °C			23-23,5 °C	
	m	(p)		*m*	(p)		*m*	(p)		*m*	(p)
Race Fr. 3 — *Blé* :											
« Hardi »	4,2	(1-11)	H=17,7*	8,9	(4-13)	H=4,1*	5,6	(5-10)	H=1,8	4,66	(1- 6)
« VPM 1.1.1.2. R_4 »	3,42	(0- 5)	H=0,5	5,1	(2-10)	H=6,8*	5,2	(2- 8)	H=1,2	4,1	(1- 7)
« Capitole »	3,5	(1- 7)		9,33	(7-14)		6,7	(2-12)		6,2	(3-11)
« Loros »	0	(0)		0	(0)		—	—		0,2	(0- 1)
Test KRUSKALL WALLIS sur variétés sensibles	H = 0,7			H = 7,6*			H = 1,7			—	
Race Fr. 4 — *Blé* :											
« Hardi »	5,77	(2-11)	H=2,7	6,0	(4- 8)	H=3,2	4,6	(0-10)		3,7	(0- 7)
« VPM 1.1.1.2. R_4 »	3,87	(1-11)	H=2,2	3,3	(1- 8)	H=1,2	2,0	(0- 5)		1,1	(0- 2)
« Capitole »	5,2	(1-11)		4,33	(2- 7)		4,8	(1- 9)		3,9	(1- 7)
« Loros »	0	(0)		0	(0)		0	(0)		0	(0)
Test KRUSKALL WALLIS sur variétés sensibles	H = 3,4			H = 6,7*			—			—	

— Inoculum : 3 × 16 larves par boîte de Pétri, 8 à 10 répétitions par traitement.
— H* : Différence significative au seuil 5 p. 100, test de KRUSKALL-WALLIS.
— *m* : Nombre moyen de femelles formées par boîte de Pétri.
— (*p*) : Nombres extrêmes des femelles formées par boîte de Pétri.

températures. Les plantes sensibles ne portent pas systématiquement de femelles. Par contre, surtout en ce qui concerne l'orge « P 31-322-1 », il semble qu'il y ait rupture de la résistance vis-à-vis de la race Fr2; cette observation est très importante pour l'interprétation des conclusions des analyses de résistance. Cette condition ne correspond pas aux objectifs du test.

Même à une température de 20-21 °C nous constatons que quelles que soient la race et la variété, le nombre de femelles développées est toujours inférieur à celui qui est noté à 17-18 °C; pour Fr4 il n'y a pas formation de femelles sur toutes les plantes de la variété « Hardi ».

Pour les températures de 17-18 °C on peut mettre en évidence des différences statistiquement significatives entre le pouvoir multiplicateur, c'est-à-dire le niveau de sensibilité des variétés vis-à-vis des races Fr1 et Fr3.

Pour les températures 13-16 °C, il y a aussi une bonne formation d'individus femelles de la race Fr1 ce qui n'est pas le cas pour la race Fr3.

Les températures au-dessus de 20 °C semblent bloquer le développement de certaines larves. RIVOAL (1977) a observé également ce phénomène en serre où la température n'était jamais inférieure à 18 °C.

La race Fr1 qui est peu influencée par les températures supérieures à 20 °C a été isolée dans les régions méridionales de la France. Par contre, la race Fr4 très sensible aux températures élevées est d'origine septentrionale.

2.4. — *Application à la sélection de variétés résistantes*

Compte tenu de la simplicité et de la rapidité de l'emploi de cette méthode, il semble intéressant de l'appliquer en sélection. Cette méthode n'a pas encore été suffisamment expérimentée pour que l'on puisse tirer des conclusions sur le niveau de résistance par l'observation d'une seule plante. Cependant, l'observation d'une dizaine de plantes permet de pratiquer la sélection en vue de l'amélioration de la résistance à *Heterodera avenae*.

Cette méthode a été appliquée à la sélection de la descendance du croisement [« Loros » × F_1 (« Capitole » × « Roazon »)] qui comportait mille plantes en F_2 à cette génération; la sélection a été opérée sur des caractères agronomiques de taille et de résistance aux parasites des parties aériennes de la plante. Ainsi 99 lignes F_3 ont été semées dont 10 ont été retenues. Les grains produits par chacune de ces 10 lignes ont été confronté aux 4 races françaises du nématode à raison de 10 grains par ligne et par race. Les résultats (tabl. 5) montrent que les infestations avec les races Fr1 et Fr2 de 8 larves par coiffe sont suffisantes pour l'analyse du matériel. Par contre 16 larves sont nécessaires à la manifestation systématique de la sensibilité pour Fr3 et Fr4. Deux lignées se sont montrées homogènes pour leur résistance, 4 homogènes pour leur sensibilité et 4 en disjonction. Comme le caractère de résistance est monogénique et dominant, il y a peu de risques de le perdre au cours des générations d'autofécondation si l'effectif conservé est suffisamment important.

On peut proposer une méthode consistant à sélectionner d'autres caractères agronomiquement importants dans les premières générations. En F_4, afin d'avoir un matériel moins volumineux à manipuler, les analyses mématologiques sont pratiquées avec les 4 races présentes en France. Dans les croisements avec « Loros », il ne reste que peu de familles F_4 car ce Blé de printemps est haut, tardif et très sensible à la Rouille jaune. Les deux familles qui se sont déjà révélées homogènes pour la résistance ont été recroisées, elles sont déjà considérablement améliorées par rapport à « Loros » pour leurs caractéristiques agronomiques.

TABLEAU 5

Comportement des lignes F_3 issues du croisement [(« *Loros* » × F_1 (« *Capitole* » × « *Roazon* »)] *vis-à-vis de quatre races d'*Heterodera avenae

Races / Variétés	Fr1		Fr2		Fr3		Fr4		Conclusion sur le comportement de la ligne
	m	(*p*)	*m*	(*p*)	*m*	(*p*)	*m*	(*p*)	
« Loros » (témoin)	0,4	(0-2)	0	(0)	0	(0)	0	(0)	Résistant
Ligne 8	3,0	(0-6)	1,3	(0-6)	1,0	(0-3)	0,4	(0-3)	Disjonction
Ligne 29. . . .	0	(0)	0,1	(0-1)	0,1	(0-1)	0	(0)	Résistant
Ligne 35. . . .	4,9	(3-10)	4,0	(1-8)	1,3	(0-4)	0,9	(0-2)	Sensible
Ligne 50. . . .	5,9	(1-11)	4,3	(1-8)	1,5	(0-5)	1,5	(0-4)	Sensible
Ligne 51. . . .	1,4	(0-8)	0,8	(0-5)	0,4	(0-4)	0,4	(0-3)	Disjonction
Ligne 60. . . .	0,4	(0-2)	0	(0)	0	(0)	0	(0)	Résistant
Ligne 72. . . .	1,9	(0-7)	1,3	(0-8)	0,5	(0-3)	0,2	(0-1)	Disjonction
Ligne 79. . . .	5,0	(3-7)	4,7	(1-7)	1,1	(0-3)	1,0	(0-3)	Sensible
Ligne 83. . . .	3,0	(0-9)	1,2	(0-11)	0,2	(0-1)	0,1	(0-1)	Disjonction
Ligne 91. . . .	7,4	(5-10)	4,1	(0-7)	0,7	(0-3)	0,9	(0-3)	Sensible
« Capitole » (témoin) . . .	5,6	(3-9)	6,7	(3-10)	1,8	(0-6)	0,9	(0-2)	Sensible

— Inoculum : 3 × 8 larves par boîte de Pétri, 7 à 10 répétitions par ligne.
— *m* : Nombre moyen de femelles formées par boîte de Pétri.
— (*p*) : Nombres extrêmes des femelles formées par boîte de Pétri.

IV. — Conclusion

Cette méthode de jugement de la résistance des céréales aux races d'*H. avenae* en boîte de Pétri sur milieu gélosé, donne des résultats concordants avec les observations faites au champ et ceux obtenus par d'autres techniques en sol infesté.

L'intérêt de cette méthode réside dans la facilité de la mise en place et la rapidité de la lecture de l'essai et aussi dans la précision des résultats. Un technicien peut analyser 100 boîtes de Pétri infestées par jour, soit 5 fois plus que pour les essais réalisés avec du sol artificiellement infesté. Contrairement aux autres méthodes, le test peut se faire en 45 jours et à n'importe quelle époque de l'année. Cette technique évite les fluctuations dues au climat, au sol; sa fidélité est excellente ce qui permet de confronter des résultats obtenus dans plusieurs expériences successives. Il est néanmoins nécessaire d'inclure à chaque fois dans l'essai, comme témoins de référence, des variétés connues dont le comportement permet de vérifier que les conditions d'emploi de la technique sont bonnes. Des sources d'erreurs d'origine non contrôlée pourront être décelées : vigueur des larves utilisées, dont dépend le taux de pénétration, et effet de la température, qui peut varier momentanément à la suite d'un incident technique.

La quantité d'inoculum nécessaire à la mise en évidence du comportement variétal diffère suivant la virulence de la race considérée. Il faut 8 larves par coiffe

pour les races Fr1 et Fr2 et 16 larves pour les races Fr3 et Fr4. Selon la physiologie des races, les températures de culture seront de 15 °C pour les races Fr4 et Fr2 et de 17-18 °C pour les races Fr1 et Fr3. L'utilisation de températures supérieures à 20 °C gêne le développement des femelles d'*H. avenae* sur céréales sensibles. Cette observation déjà faite lors d'infestation en serre par du sol contaminé a été précisée par cette technique. Par ailleurs, nous avons mis en évidence qu'il est possible de rompre la résistance en se plaçant à des températures de 23 °C : exemple de l'orge « P 31-322-1 » vis-à-vis de la race Fr1. Ce type d'observation a déjà été rapportée par MAYAMA *et al.* (1975) pour la réaction à la Rouille noire des variétés de Blé possédant le gène de résistance Sr6 qui est efficace à 20 °C mais inefficace à 26 °C et par LEWELLEN *et al.* (1967) pour la Rouille jaune du Blé. Il serait prudent de vérifier que la température ne modifie pas le caractère de la résistance des plantes, avant de faire des tests de résistance de céréales à *H. avenae* en serre.

Par sa précision, cette technique permet d'aborder des études génétiques de résistance et d'entreprendre l'analyse des caractères de virulence et d'agressivité d'une faible population de larves. Par exemple, l'agressivité d'individus hybrides issus de croisement entre races d'*H. avenae* peut être étudiée. On peut ainsi envisager l'étude de l'adaptation éventuelle des descendants des rares femelles qui se développent sur des variétés résistantes comme le Blé « Loros » : il a pu exercer sur la population des nématodes une pression de sélection pour l'agressivité.

L'observation des boîtes de Pétri permet de constater que les symptômes sur les racines des plantes sont différents d'une variété à une autre. Ainsi après inoculation de 8 larves par coiffe sur la variété résistante « Australian 10894 », il n'apparaît jamais de symptômes. Par contre une inoculation analogue de la variété « Loros » (Planche 1, fig. 4), elle aussi résistante, amène un arrêt de croissance de la racine, noté également sur la variété sensible « Hardi ». Cependant des nécroses apparaissent uniquement sur la variété « Loros ». Nous pouvons ainsi envisager le développement d'une recherche plus précise des causes de tels symptômes, en s'appuyant sur des analyses histologiques et biochimiques de la racine. Par la suite les résistances seront éventuellement classées en différents types.

Reçu pour publication en avril 1978.

Remerciements

Nous remercions vivement toutes les personnes qui ont contribué à ce travail et toutes celles qui ont aidé à sa rédaction.

Nous remercions tout particulièrement L. JESTIN et M. RITTER qui ont accepté d'être les lecteurs de cet article et nous ont apporté leurs critiques constructives.

Summary

Influence of temperature, aggressiveness and virulence of races of
Heterodera avenae WOLL
on the construction of a test in controlled condition usable in cereal resistance breeding

Young cereal seedlings are grown in Petri dishes on agar and root tips are infected with larvae from the four French races presently known of *Heterodera avenae*. The analysis of the development of females on the root surface allows testing of the behaviour of cereals towards

concerning nematodes. We can also measure the virulence and the aggressivity of the different races. By this method we obtained results similar to those observed in field conditions.

We observe important differences of virulence between the four races. The average number of developped females Fr1 and Fr2 per dish is about five in the case of succeptible varieties « Hardi » and « Capitole », only one for the races Fr3 and Fr4. These two races are less virulent than Fr1 and Fr2. In this case, some Petri dishes inoculated with Fr3 and Fr4 races do not present any female at all. The inoculum level is not sufficient for the expression of the susceptibility.

We do not observe any developement of females on the resistant variety « Loros », except some rare females with the race Fr1. The wheat « Aus 10894 » is immune.

The races Fr3 and Fr4 need an inoculum of at least 48 larvae per dish which is twice the number of larvae used in case of the races Fr1 and Fr2.

For the races Fr1 and Fr3 a more important number of developed females is observed at temperatures between 17 °C and 18 °C with the susceptible varieties « Hardi » and « Capitole ». For the races Fr2 and Fr4 the temperatures between 13 °C and 16 °C are more favorable. At 23 °C the number of developped females is less important than the number observed at the tested temperatures. Susceptible plants do not carry females systematically. In the case of the « P 31.322.1 » barley we observe a breakdown of the resistance for the Fr1 race. This condition is insatisfactory for this test.

The effect of this temperature is the most important for the race Fr4 which is found in the North of France, and the least important for the race Fr1, found in the South of the country.

The tests are therefore carried out at temperatures between 13 °C and 18 °C. The setting of test is very easy, and we can observe the symptoms quickly. These results are accurate. It is possible to realize this test all along the year within 45 days. It avoids the fluctuation of the climate and the soil.

This test in controlled conditions is reliable, easy to conduct and gives a quick answer. It has been used in selection for resistance to *Heterodera avenae* in segregating generations of bread wheat obtained from the three way cross (« Loros » × F_1 (« Capitole » × « Roazon »)).

Références bibliographiques

Brown J. A. M., 1974 (*a*). Test tube reproduction of *Heterodera avenae* on resistant and susceptible wheats. *Nematologica*, **20**, 192-203.

Brown J. A. M., 1974 (*b*). Cereal cyst nematode. Comparative resistance in wheat and progress towards alien-resistance transfer. *Proc. 4th Wheat Genetic Symp.*, E. R. Sears and L. M. S. Sears (Ed.), University of Missouri, Columbia (cette communication n'a pas été incluse dans le compte rendu du Congrès).

Brown J. A. M., Ellis S. E., 1976. Breeding for resistance to cereal cyst nematode in wheat. *Euphytica*, **25**, 73-82.

Davies K. A., Fisher J. U., 1976. Factors influencing the number of larvae of *Heterodera avenae* invading barley seedlings *in vitro*. *Nematologica*, **22**, 153-162.

Den Ouden H., 1960. A note on parthenogenesis and sex determination in *Heterodera rostochiensis* Woll. *Nematologica*, **5**, 215-216.

Grunbacher F. J., Stanford E. H., 1962. Effect of temperature on resistance of alfafa to the stem nematode. *Phytopathology*, **52**, 791-794.

Jahier J., 1978. *Étude des relations hôtes-parasites aux stades plantule et adulte, chez les Triticinés dans le cas de* Cercosporella herpotrichoides Fron, *agent du Piétin-Verse*. Thèse Docteur-Ingénieur. E.N.S.A., Rennes, 78 p.

Laterrot H., 1973. Sélection de variétés de tomates résistantes aux *Meloidogyne*. *OEPP/EPPO. Bull.* **3** (1) 89-92.

Lewellen R. T., Sharp E. L. and Hehn E. R., 1967. Major and minor genes in wheat for resistance to *Puccinia striiformis* and their responses to temperature changes. *Can. J. Bot.*, 45, 2155-2172.

Mayama S., Daly J. M., Rehfeld D. W. and Daly C. R., 1975. Hypersensitive response of near isogenic wheat carrying the temperature sensitive Sr 6 allele for resistance to stem rust. *Physiol. Plant. Pathol.*, 7, 35-47.

Mugniery D., Person F., 1976. Méthode d'élevage de quelques nématodes à kystes du genre *Heterodera*. *Sci. agron. Rennes*, 217-220.

Nielsen C. H., 1966. Untersuchungen über die Vererbung der Resistanz gegen den Getreidenematoden (*Heterodera avenae*) beim Weizen. *Nematologica*, **12**, 575-578.

O'Brien P. C., 1972. *Investigations of resistance in wheat, barley and oats to* Heterodera avenae Woll. Agric. Sci. Thesis, University of Adelaide.

O'Brien P. C., Fisher J. M., 1974. Resistance within wheat, barley and oat cultivars to *Heterodera avenae* in South Australia. *Aust. J. exp. Agric. anim. Husb*, 14 (68), 399-404.

Rivoal R., 1977. Identification des races biologiques du Nématode à kystes des céréales, *Heterodera avenae* Woll. en France. *Ann. Zool. Ecol. anim.*, **2**, 261-272.

Rivoal R., 1978. Biologie d'*H. avanae WOLL.* en France. I. Différences dans les cycles d'éclosion et de développement des deux races Fri Fr4. *Revue de Nématologie*, **1** (2), 171-197.

Rivoal R., Person F., Caubel G., Scotto la Massese C., 1978. Méthodes d'évaluation de la résistance des céréales au développement des Nématodes : *Ditylenchus dipsaci*, *Heterodera avenae* et *Pratylenchus* spp. *Ann. Amélior. Plantes*, 28 (1), 31-54.

Slootmaker L. A. J. *et al.*, 1974. Monosomic analysis in bread wheat of resistance to cereal root eelworm. *Euphytica*, **23**, 497-503.

Trudgill O. L., 1967. The effect to environnement on sex determination in *Heterodera rostochiensis*. *Nematologica*, **13**, 263-272.

Ann. Amélior. Plantes, 1978, **28** (5), 529-566.

Étude de quelques facteurs d'adaptation du Maïs aux conditions climatiques du Nord de la France

M. DERIEUX

[avec la collaboration technique de
Y. MONTALANT, A. BURGOFFER, D. DORVILLEZ et J. B. DUBURCQ

Laboratoire de Génétique et d'Amélioration des Plantes, I.N.R.A., Estrées-Mons, 80200 Péronne

Résumé

Ce travail a pour but de mieux définir les facteurs d'adaptation du Maïs aux conditions climatiques du Nord de la France caractérisées, par rapport aux climats continentaux plus favorables au Maïs, par un printemps long et froid et l'absence de températures élevées durant l'été. Il faut rechercher une variabilité génétique susceptible d'être utilisée par le sélectionneur pour améliorer la précocité en modifiant les relations entre croissance (productivité) et développement (précocité).

La croissance a été suivie en 1970 et 1977, elle permet de comparer la composition morphologique, la teneur en matière sèche mais surtout l'évolution du poids sec et la productivité d'hybrides de précocité différente.

L'étude du développement montre que l'essentiel des différences de précocité sont acquises dès la floraison, voire même dès la différenciation de l'apex. Le développement est très lié aux sommes de températures.

Quatre éléments d'adaptation correspondant à l'influence des facteurs du milieu sur les interactions entre croissance et développement sont étudiés : vigueur au départ et croissance aux stades jeunes, appareil végétatif et photosynthèse, facteurs du rendement et productivité, maturation du grain.

Introduction

L'un des principaux objectifs de l'amélioration du Maïs actuellement, est de créer des variétés plus précoces, mieux adaptées aux conditions de température limitantes de l'Europe septentrionale, ce qui permettrait d'étendre l'aire de culture du Maïs. Il faudrait surtout assurer une meilleure régularité de rendement dans les régions limites actuelles en rendant la production moins dépendante des conditions climatiques (températures) de l'année.

Pour obtenir une meilleure précocité, c'est-à-dire des grains récoltables dans

de bonnes conditions chaque année, il faut que la plante réalise son cycle de développement plus rapidement ou dans des conditions plus difficiles. Mais il faut surtout maintenir une bonne productivité, c'est-à-dire que la croissance en matière sèche soit aussi élevée que possible. En fait, il existe une liaison négative, logique, entre précocité (réalisation du développement) et productivité (croissance) puisque la plante dispose de moins de temps pour mettre en place son appareil végétatif et pour produire de la matière sèche.

Le travail du sélectionneur est donc d'obtenir un meilleur équilibre entre les phénomènes de développement qu'il faut accélérer et les phénomènes de croissance qu'il faut rendre plus efficaces. La sélection doit donc reposer sur une bonne connaissance de la dynamique de la croissance, du développement (marqué par des modifications morphologiques de la plante) et des interactions entre croissance et développement.

Comme notre objectif est d'adapter la plante à un milieu moins favorable, il faut étudier comment les facteurs du milieu peuvent modifier l'équilibre ou les interactions entre croissance et développement. On peut ainsi dégager 4 facteurs d'adaptation aux conditions climatiques du Nord de la France :

— croissance aux stades jeunes et vigueur au départ,
— appareil végétatif et photosynthèse,
— facteurs du rendement et productivité,
— maturation du grain.

Pour permettre une application à la sélection, notre objectif est de rechercher sur chaque élément, de la croissance, du développement, ou des relations croissance-développement, s'il existe une variabilité génétique utilisable.

Les progrès réalisés depuis 25 ans (production de grain multipliée par 20) ont prouvé que la sélection dans cette voie était efficace grâce à l'obtention de variétés mieux adaptées, moins exigeantes en chaleur et plus résistantes à la verse. Ces progrès ont été obtenus par l'introduction de Maïs à grain corné issus de populations françaises ou européennes en croisement avec les Maïs à grain denté américains. Ces Maïs à grain corné apportent une meilleure tolérance aux températures basses du printemps, mais, par contre, un potentiel de production moins élevé.

Ce travail concerne surtout le Maïs récolté en grains, mais l'essentiel reste vrai pour le Maïs récolté en plante entière puisque l'ensilage n'est satisfaisant, du point de vue conservation et qualité, que si la plante contient du grain et est proche de la maturité.

I. — Croissance

1. — *Description des principaux essais*

— Un essai réalisé à Versailles en 1970 a permis d'étudier l'évolution du poids sec de 7 hybrides précoces : F7 × EP1 (grain corné), Fv107 × Fv154, Fv154 × W401, Fv107 × W401 (grain denté), Fv107 × Fv206, Fv154 × Fv206, W401 × Fv206 (grain corné-denté) et de 5 lignées : F7, Fv206 (grain corné) Fv107, Fv154, W401 (à grain denté). Il y a eu 9 prélèvements de 2 fois 5 plantes pour la matière sèche, et 2 fois 10 plantes pour les mensurations.

— Un essai réalisé à Mons en 1977 dans le cadre de l'ATP « Bases génétiques et physiologiques de la production végétale » (*) portait sur 2 hybrides simples précoces choisis pour leur réaction différente aux températures basses du printemps et leur développement différent:

(*) Responsables : MM. Blondon et Bourdu.

F7 × F2, à grain corné, WH × WJ à grain denté. Il y a eu 23 prélèvements de 4 fois 6 plantes pour la matière sèche et 4 fois 10 plantes pour les mensurations.

— Quatre autres hybrides simples représentant des précocités et des niveaux d'hétérosis différents (W629A × F2, F186 × W401, INRA 302, INRA 508) ont été étudiés dans les stades jeunes (6 prélèvements) et par un prélèvement à la floraison et un prélèvement à la récolte.

Il est difficile d'obtenir une bonne précision avec un échantillonnage portant sur des effectifs aussi faibles, mais il y a rapidement un problème matériel de quantité de matière verte à sécher surtout quand on sépare les différents éléments de la plante. Les coefficients de variation obtenus par prélèvement sont de l'ordre de 10 à 15 p. 100.

Le climat des années 1970 et 1977 peut se caractériser ainsi :

Versailles : 1970 - somme de température disponible : 1 685° ($\geqslant 6°$ entre semis et récolte)
premiers minima inférieurs à 4 °C : 16 octobre.

Mons : 1977 - somme de température disponible : 1 513°
premiers minima inférieurs à 4 °C : 18 septembre.

2. — *Courbes de croissance*

Les courbes concernant la moyenne des hybrides à Versailles en 1970 sont données sur la figure 1. Les courbes concernant F7 × F2 et WH × WJ à Mons en 1977 sont données sur la figure 2.

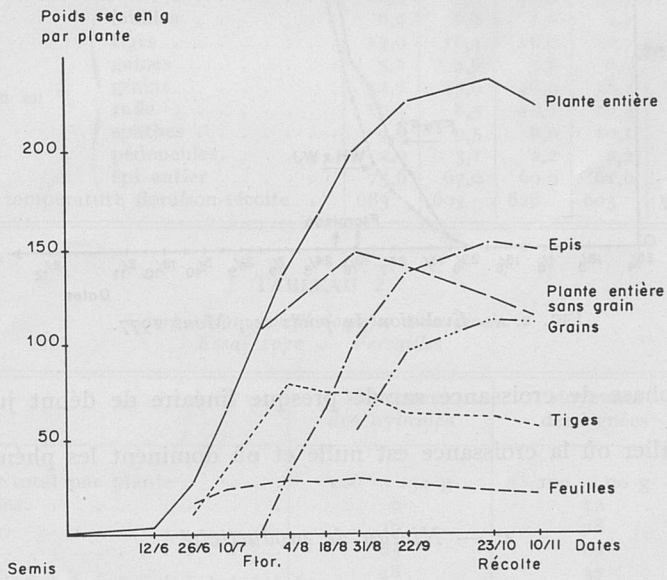


FIG. 1. — *Courbes d'accumulation de la matière sèche, moyenne 7 hybrides simples, Versailles 1970.*

On voit sur la figure 2 que WH × WJ a d'abord une croissance plus lente que F7 × F2, mais a ensuite une croissance plus rapide qui lui permet de rattraper F7 × F2 et d'atteindre finalement une production équivalente.

Il y a donc 3 phases très nettes dans la production de matière sèche (fig. 2) :

— une phase de croissance très lente jusqu'au stade 7-8 feuilles (fin juin). La plante mesure 30 cm;

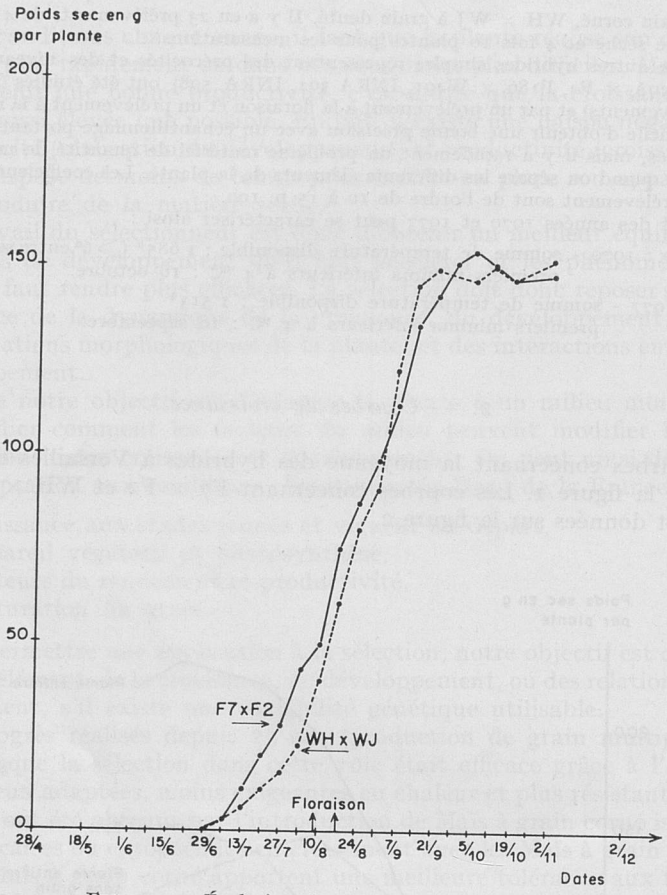


FIG. 2. — *Évolution du poids sec, Mons 1977.*

— une phase de croissance rapide presque linéaire de début juillet à fin septembre;

— un palier où la croissance est nulle et où dominent les phénomènes de transfert.

3. — *Niveau de productivité*

Dans l'essai 1977 les deux principaux hybrides étudiés F7 × F2 et WH × WJ sont des géniteurs et non des variétés cultivées. La variété corné-denté cultivée correspondante a une productivité en matière sèche totale légèrement supérieure : + 6 p. 100 (tabl. 1). Mais le résultat le plus intéressant est que, même en conditions limitantes de température, un hybride tardif (« INRA 508 ») produit 10 p. 100 de matière sèche en plus que l'hybride précoce bien adapté (W629A × F2). Bien sûr, cette production est inutilisable pratiquement à cause d'une teneur en matière sèche trop faible pour espérer un ensilage de bonne qualité.

L'essai 1970 permet de comparer lignées et hybrides (tabl. 2). La production de matière sèche des lignées est égale à 38 p. 100 de celles des hybrides.

TABLEAU I

Mons 1977

	F7 × F2	WH × WJ	W629A × F2	F186 × W401	INRA 302	INRA 508
FLORAISON :						
Date	9-8	17-8	15-8	17-8	28-8	4-9
Somme de température	830	910	885	910	1 012	1 072
Production matière sèche	48,8	(60,0)	84,7	103,6	106,0	136,0
% de matière sèche	13,6	12,0	14,8	15,3	15,1	16,3
Poids sec en % du poids sec récolte	31	(38)	51	65	62	73
Nombre de feuilles	14	15	15	14	15	16
RÉCOLTE : 2 décembre (1 513 °J ⩾ 6°) :						
Production (g par plante) :						
plante entière	157	(151)	167	159	171	186
grains	82,8	78,5	81,7	60,7	66,5	50,6
Teneur en matière sèche :						
plante entière	41,1	40,7	37,2	37,5	33,8	31,9
grains	62,5	60,3	57,8	58,7	53,2	43,8
Composition en % : feuilles	6,2	6,6	8,0	9,2	10,5	13,9
tiges	13,9	16,4	16,0	22,7	19,7	27,3
gaines	5,1	4,6	5,8	6,9	7,3	8,8
grains	52,7	45,9	48,9	38,2	38,9	27,2
rafle	10,4	8,5	10,8	10,5	14,2	10,8
spathes	9,6	9,5	8,0	10,1	6,9	10,3
pédoncules	2,9	3,1	2,2	2,2	1,8	1,6
épi entier	75,6	67,0	69,9	61,0	61,8	49,9
Somme de température floraison-récolte	683	603	628	603	501	441

TABLEAU 2

Composition morphologique à la récolte
Essai 1970 — Versailles

	Moyennes des hybrides	Moyennes des lignées
Poids total par plante	100 = 234 g	100 = 90 g
Feuilles	9	12
Tige	26	28
Épi	65	60
Grain	48	37
Rafle + pédoncule	10	13
Spathes	7	10

La comparaison des courbes de croissance obtenues en 1970 et 1977 montre que :

— le niveau de production est très supérieur en 1970 (230 g/plante au lieu de 150). BROCHET *et al.* (1974) ont proposé une méthode qui permet de relier ces différences de rendement, essentiellement, à la température et à l'alimentation en eau;

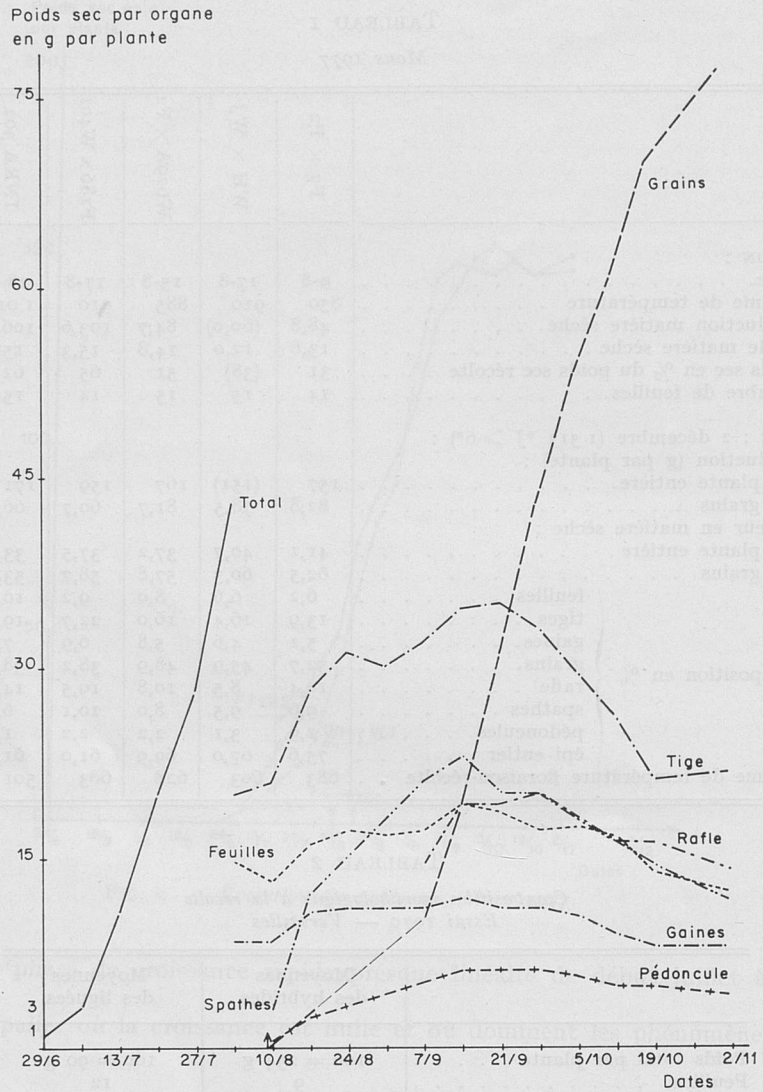


FIG. 3. — *Évolution du poids sec par organe, F7 × F2, Mons 1977*

— la production de matière sèche se poursuit en 1970 jusqu'au 23 octobre alors qu'elle s'arrête en 1977 dès le 21 septembre;

— le niveau de maturité est très supérieur en 1970 (50 p. 100 de matière sèche dans la plante au lieu de 30 p. 100);

— la proportion de tiges est plus faible en 1977 qu'en 1970.

Les sommes de températures élevées avancent la maturité, mais il semble que les températures basses (minima < 4 °C) arrêtent la production de façon irréversible et provoquent une diminution importante du poids sec des tiges. Cela pourrait expliquer que la verse parasitaire semble beaucoup plus liée à la saison qu'à l'état de maturité du Maïs.

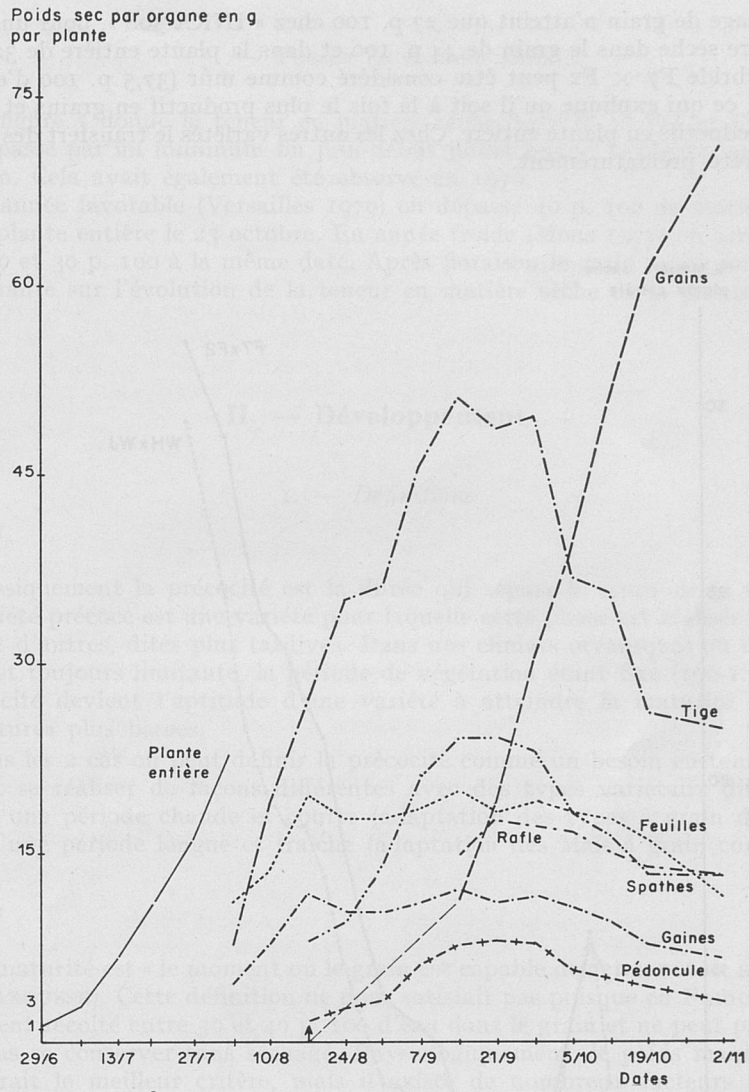


FIG. 4. — *Évolution du poids sec par organe, WH × WJ, Mons 1977*

4. — *Composition morphologique*

Le tableau 1 donne les principaux éléments concernant l'essai Mons 1977, en particulier la composition morphologique des différents hybrides à la récolte. L'évolution du poids sec des différents organes est donnée dans les figures 3 et 4. La courbe de production de grains est parallèle avec un retard d'environ 10 jours pour WH × WJ. Chez cet hybride la tige est plus importante, surtout avant la maturité.

La composition morphologique des hybrides tardifs est très différente. Le

pourcentage de grain n'atteint que 27 p. 100 chez « INRA 508 », pour une teneur en matière sèche dans le grain de 44 p. 100 et dans la plante entière de 32 p. 100. Seul l'hybride F7 × F2 peut être considéré comme mûr (37,5 p. 100 d'eau dans le grain), ce qui explique qu'il soit à la fois le plus productif en grains et l'un des moins productifs en plante entière. Chez les autres variétés le transfert des réserves a été arrêté prématurément.

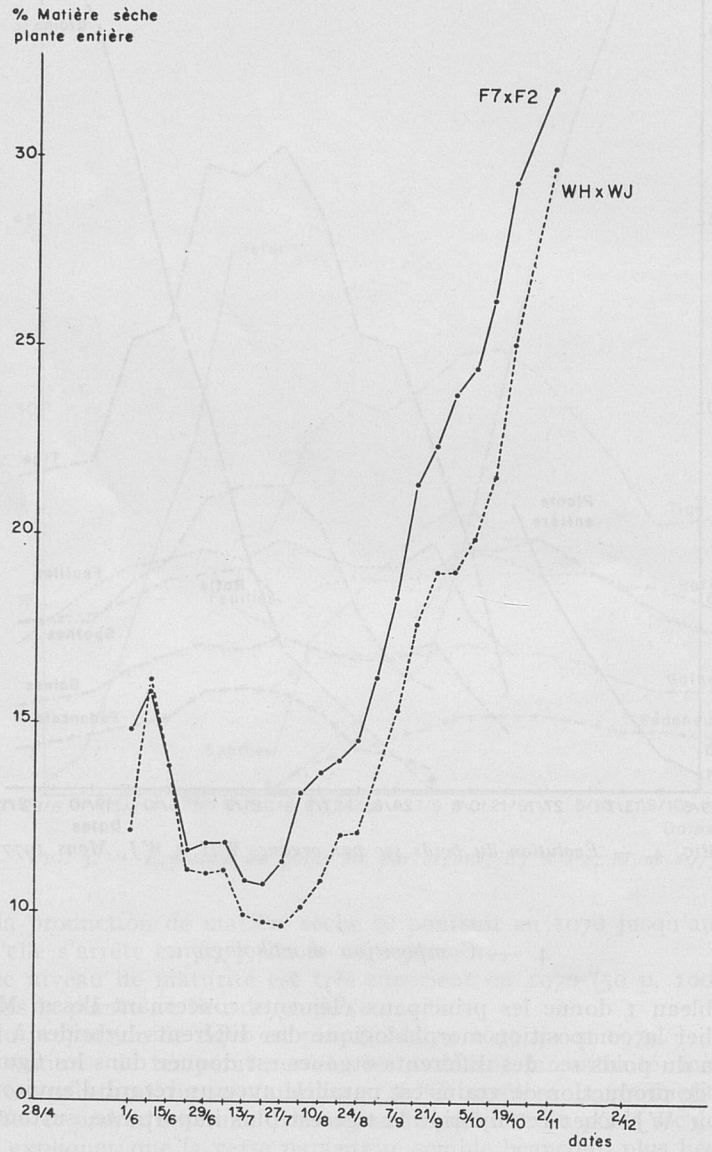


FIG. 5. — *Évolution du pourcentage de matière sèche, Mons 1977*

5. — *Teneur en matière sèche*

La figure 5 donne la teneur en matière sèche de WH × WJ et F7 × F2. Celle-ci passe par un minimum fin juin-début juillet quand la plante mesure 100 à 110 cm. Cela avait également été observé en 1970.

En année favorable (Versailles 1970) on dépasse 40 p. 100 de matière sèche dans la plante entière le 23 octobre. En année froide (Mons 1977) on arrive entre 27 p. 100 et 30 p. 100 à la même date. Après floraison le grain a une importance déterminante sur l'évolution de la teneur en matière sèche de la plante entière.

II. — Développement

1. — *Définitions*

Précocité

Classiquement la précocité est la durée qui sépare le semis de la maturité. Une variété précoce est une variété pour laquelle cette phase est réalisée plus vite que chez d'autres, dites plus tardives. Dans nos climats océaniques où la température est toujours limitante, la période de végétation étant fixe (160-180 jours), la précocité devient l'aptitude d'une variété à atteindre la maturité avec des températures plus basses.

Dans les 2 cas on peut définir la précocité comme un besoin en température qui peut se réaliser de façons différentes avec des types variétaux différents : pendant une période chaude et courte (adaptation des types à grain denté) ou pendant une période longue et fraîche (adaptation des Maïs à grain corné).

Maturité

La maturité est « le moment où le grain est capable de germer et de se conserver » (LAROUSSE). Cette définition ne nous satisfait pas puisque en France le Maïs est souvent récolté entre 30 et 40 p. 100 d'eau dans le grain et ne peut par conséquent pas se conserver sans séchage. Physiologiquement, le poids maximum du grain serait le meilleur critère, mais il existe de nombreux facteurs limitants durant la maturation, qui provoquent un maximum artificiel et rendent ce critère inutilisable : température, maladies, sécheresse... Par conséquent, on ne peut retenir pour définir la maturité que le moment où le grain peut être récolté. Ce stade dépend essentiellement de l'humidité du grain. Il existe des différences variétales d'aptitude au battage à niveau d'humidité élevée. Une expérimentation est menée par l'A.G.P.M. (*) et l'I.T.C.F. (*) pour mesurer la force nécessaire pour arracher le grain et la résistance mécanique du grain, mais ces critères ne sont pas utilisables de façon simple actuellement. Nous retiendrons donc comme critère de maturité le moment où l'humidité du grain atteint 35 p. 100.

(*) A.G.P.M. : Association Générale des Producteurs de Maïs.
I.T.C.F. : Institut Technique des Céréales et des Fourrages.

Somme de température

De nombreux auteurs ont montré que le développement dépendait essentiellement des températures reçues par la plante. Après CAUDERON (1958), BLOC et GOUET (1978) ont montré que la méthode la plus fiable pour définir la durée des différentes phases dans les conditions françaises était de cumuler les températures moyennes journalières supérieures à 6 °C.

$$tm = \frac{tx + tn}{2} - 6$$

Mais la plupart des méthodes utilisées en Amérique du Nord (DAYNARD, 1972, BROWN, 1972, DUNCAN *et al.*, 1973, CROSS et ZUBER, 1972, GILMORE et ROGERS, 1958, SUTTON et STUCKER, 1974) reposent sur une base 10 °C et ramènent les maxima supérieurs à 30° à 30° et les minima inférieurs à 10° à 10° soit :

$$tm = \frac{tx \leqslant 30^0 + tn \geqslant 10^0}{2} - 10$$

2. — *Phase végétative*

Cette phase va de la germination au début de la différenciation des organes floraux, c'est-à-dire jusqu'à 6 feuilles visibles ou environ 25 cm. La plante différencie son système foliaire et développe son système racinaire.

En 1977 à Mons, les besoins en sommes de température ont été de 335° (1) pour F7 × F2 et de 393° pour WH × WJ pour atteindre le début de différenciation de l'apex. A ce stade, atteint respectivement le 20 et le 27 juin, F7 × F2 a 4,7 feuilles, WH × WJ : 7,3. En sommes de température l'écart est de 58° alors qu'il sera de 80° à la floraison. Par conséquent, l'essentiel de la différence de précocité entre les 2 hybrides existe dès le début de la différenciation de l'apex, c'est-à-dire très tôt par rapport à l'évolution de la plante (3 p. 1 000 du poids de matière sèche). Cela confirme l'observation de GAY et MÉNÉTRIER, 1977.

Les mesures concernant l'évolution de l'apex et la différenciation des épis, qui intervient 2 à 3 semaines plus tard (GAY et MÉNÉTRIER, 1977; MESSIAEN, 1963) sont délicates et nécessitent la destruction des plantes étudiées. Cela explique sans doute qu'il y ait peu d'études sur le sujet.

La figure 6 rassemble pour F7 × F2 en fonction du temps, les sommes de températures, les stades de développement, le nombre de feuilles et la courbe de croissance en matière sèche.

3. — *Phase de reproduction*

Après avoir différencié toutes les feuilles qui apparaîtront sur la plante adulte, l'apex commence à différencier les organes floraux. Cette phase commence avec la différenciation de l'apex et se termine avec la fécondation. L'initiation de la panicule et celle de l'épi sont décalées dans le temps et leur évolution se fait indépendamment. De ce fait la concordance entre floraison mâle et floraison femelle

(1) Sauf indication contraire les sommes de températures sont calculées en base 6° d'après la méthode de BLOC et GOUET 1978.

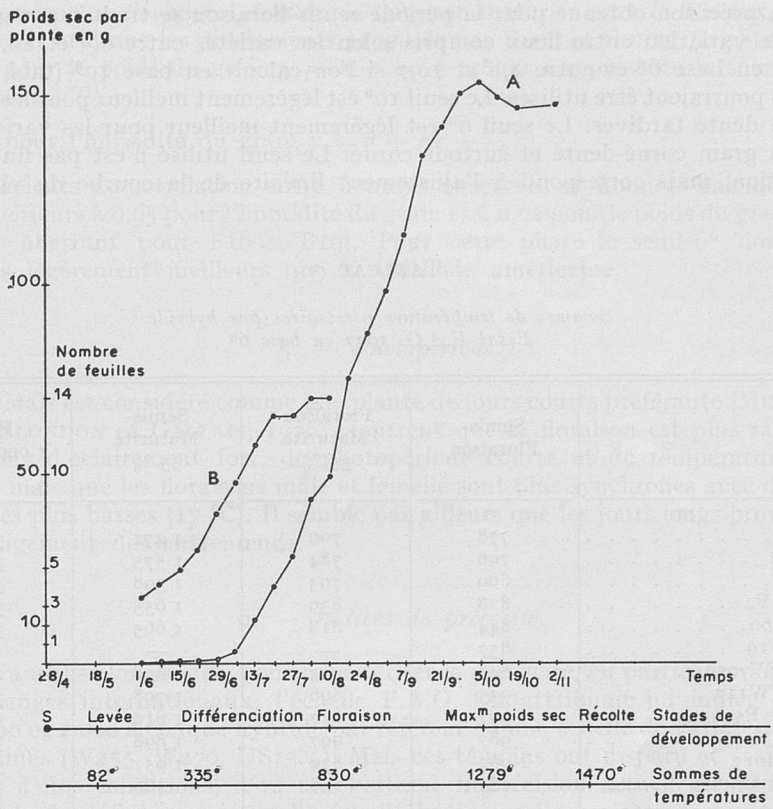


FIG. 6. — *Poids sec et nombre de feuilles, F7 × F2, Mons 1977*
A : poids sec.
B : nombre de feuilles.

n'est pas toujours bonne. C'est souvent une difficulté pour le sélectionneur qui doit autoféconder les plantes.

Un essai réalisé dans le cadre de la F.A.O., en 1977, nous a permis de confirmer à l'échelle de l'Europe que le développement dépendait essentiellement des températures reçues par la plante.

Cet essai comprenait 11 hybrides, à grain corné, corné-denté ou denté, de précocité allant d'indices F.A.O. 150 à 800. Il a été implanté dans 22 stations réparties dans 9 pays dans le but de redéfinir les indices de précocité (DERIEUX, 1978). Le dispositif était un essai split-plot à 3 répétitions de 13 lignes de 5 mètres par variété. On a noté les dates de semis, de levée, de floraison, les températures et la pluviométrie, le type de sol et les accidents en végétation. Six récoltes successives sont effectuées tous les dix jours à partir de 40 jours après la floraison. A chaque récolte une ligne est récoltée (entre 2 lignes de bordure) en notant le nombre de plantes, le nombre d'épis, le nombre de tiges pourries (*Fusarium*). Tous les épis sont récoltés. Sur 5 d'entre eux est prélevé dans la partie médiane un échantillon de 200 g pour déterminer l'humidité du grain (séchage à 130° pendant 36 h). Les autres épis sont séchés puis battus pour prélever un échantillon permettant de déterminer le poids de 1 000 grains. Les résultats ont été calculés par BLOC (A.G. P.M.) et GOUET (I.T.C.F.).

Les mesures concernant l'évolution du grain sont longues et délicates : échantillonnage difficile du fait de l'hétérogénéité entre plantes et de l'hétérogénéité à l'intérieur de l'épi (TOLLENAAR et DAYNARD, 1978), mode de séchage dépendant du matériel utilisé, maladies.

La précision obtenue pour la période semis-floraison se traduit par un coefficient de variation entre lieux compris selon les variétés entre 6,3 et 10,9 si l'on calcule en base 6° et entre 4,8 et 10,7 si l'on calcule en base 10° (tabl. 3). Les 2 seuils pourraient être utilisés. Le seuil 10° est légèrement meilleur pour les variétés à grain denté tardives. Le seuil 6° est légèrement meilleur pour les variétés précoces à grain corné-denté et surtout corné. Le seuil utilisé n'est pas un zéro de végétation, mais correspond à l'ajustement linéaire de la courbe de vitesse de

TABLEAU 3

Sommes de température nécessaires par hybride
Essai F.A.O. 1977 en base 6e

	Semis-Floraison	Floraison-Maturité 35 %	Semis-Maturité 35 %	Poids 1 000 grains
CP170	778	709	1 471	328
F7 × F2	796	784	1 575	306
LG11	809	793	1 598	312
A654 × F2	828	839	1 655	390
INRA 260	844	818	1 665	348
F16 × F19	857	—	—	—
F478 × W705A	848	733	1 608	258
A632 × W117	935	868	1 798	342
W64A × F546	977	827	1 819	327
A632 × Va26	987	907	1 898	350
B73 × Mo17	1 062	872	1 957	317
Écart maximum	284	198	486	

croissance en fonction des températures (DURAND, 1969). Cela explique d'ailleurs que le seuil puisse varier en fonction de la gamme de température dans laquelle on se place.

Les résultats du tableau 3 montrent que les principaux écarts entre variétés se constatent entre le semis et la floraison et que les besoins varient entre 780 et 1 060 °C. Du point de vue pratique, la floraison femelle est la seule mesure facile et précise. Elle est aussi la seule accessible pour les Maïs ensilés ou pour les Maïs-grain cultivés en conditions limites qui sont toujours récoltés à humidité élevée.

4. — *Phase de maturation*

Après fécondation la plante accumule des réserves dans le grain. C'est la phase de maturation qui s'achève lorsque le grain est mûr.

SHAW et THOM, 1951, HANWAY, 1963, HALLAUER et RUSSELL, 1961, qui ne travaillent que sur les Maïs américains à grain denté, considèrent que cette phase est pratiquement constante. Les résultats de l'essai F.A.O. 1977 montrent que les besoins en chaleur pour la période floraison-maturité (35 p. 100 d'eau dans le grain) varient de 709° à 907°. La variabilité est donc moins grande que pour la phase

semis-floraison, mais existe, et la durée floraison-maturité est très liée aux températures. En utilisant les ajustements proposés par Bloc et Gouet (1978) :

— pour le poids du grain $y = a + bx + cx^2$ où x représente la somme des températures (1),

— pour l'humidité du grain $y = a + bx + \frac{c}{x}$,

les coefficients de corrélation entre données observées et données calculées sont tous supérieurs à 0,95 pour l'humidité du grain et à 0,92 pour le poids du grain. (Un résultat aberrant pour F16 × F19). Pour cette phase le seuil 6° donne des résultats légèrement meilleurs que la méthode américaine.

5. — *Photopériode*

Le Maïs est considéré comme une plante de jours courts préférante (Messiaen, 1963); Blondon et Gallais, 1976, montrent que la floraison est plus rapide en conditions d'éclairement fort, de photopériode courte et de température tiède (22 °C), mais que les floraisons mâle et femelle sont plus synchrones avec des températures plus basses (17 °C). Il semble par ailleurs que les jours longs provoquent un allongement des entrenœuds.

6. — *Indices de précocité*

On a utilisé longtemps, pour caractériser la précocité, en particulier au niveau des échanges internationaux, l'échelle F.A.O. On attribuait un indice compris entre 100 et 1 000 à chaque hybride par référence à une échelle de variétés-témoins américaines (W255, W270, US13...). Mais ces témoins ont disparu et étaient mal adaptés à nos conditions, d'où une certaine imprécision actuellement. Il serait donc utile de définir une nouvelle échelle basée sur les sommes de température.

Même si les besoins en chaleur avant et après floraison ne sont pas indépendants ($r = 0{,}73$ *), il existe, à floraison égale (fig. 7) (Hillson et Penny, 1965),

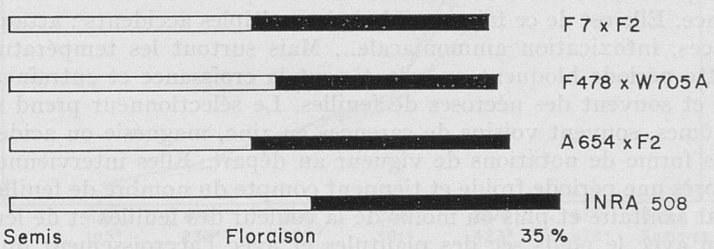


Fig. 7. — *Durée des phases semis-floraison et floraison-35 p. 100 d'eau dans le grain*

des variétés qui mûrissent plus ou moins vite. Autrement dit, pour des besoins semis-maturité équivalents la variété peut avoir un comportement précoce en conditions de températures basses (floraison précoce) ou précoce en conditions favorables (floraison tardive et dessèchement rapide du grain).

(1) c est négatif et l'ajustement n'est valable que dans la limite des sommes de température considérées.

Comme d'autre part, le maximum de variabilité se trouve avant la floraison et que c'est l'observation la plus facile et la plus fiable, il faudrait caractériser la précocité de chaque hybride par deux indices :

— un indice de base, mesurable dans toutes les conditions pourvu que l'on dispose d'un thermomètre, que l'on pourrait appeler « indice de précocité ». Cet indice serait la somme des températures nécessaire pour aller du semis à la floraison femelle;

— un indice complémentaire, que l'on pourrait appeler « indice de maturité », permettrait d'indiquer qu'à floraison égale, certains hybrides ont moins de besoins de température que d'autres pour atteindre la maturité.

L'utilisation des sommes de température peut avoir un autre objectif que celui de définir la précocité des variétés, celui de définir les potentialités régionales (carte météo), les risques encourus en fonction des besoins des variétés, des dates de premières gelées... Elle permet aussi à partir d'un moment donné d'établir des prévisions de date de floraison, de date d'ensilage, de date de récolte. La méthode utilisée pourrait être différente suivant les régions, par exemple, la méthode « américaine » paraît inadaptée aux climats océaniques.

III. — Éléments d'adaptation

A. — *Vigueur au départ*

1. — *Croissance aux stades jeunes et vigueur au départ*

Cette période est particulièrement importante puisque la plante différencie son système foliaire et implante son système racinaire. Le potentiel de la plante dépend sans doute largement de cette phase puisque la différenciation des organes floraux (en particulier le nombre de grains) est déterminé au cours de cette période.

Dans nos conditions de climat tempéré océanique, la plante doit supporter durant les premiers mois de végétation des températures basses défavorables à sa croissance. Elle est de ce fait sensible à de multiples accidents : attaques d'oscinie, carences, intoxication ammoniacale... Mais surtout les températures basses durant cette période bloquent ou ralentissent la croissance et entraînent un jaunissement et souvent des nécroses de feuilles. Le sélectionneur prend en compte ces symptômes, souvent voisins de carences en zinc, magnésie ou acide phosphorique, sous forme de notations de vigueur au départ. Elles interviennent le plus souvent après une période froide et tiennent compte du nombre de feuilles visibles, de leur état sanitaire et plus ou moins de la couleur des feuilles et de leur surface. La relation avec le poids sec des plantules et avec l'accroissement du poids sec des plantules a été vérifiée plusieurs fois et est très bonne.

Ce caractère est très héritable et sélectionnable au niveau des lignées :

— la sélection pour la vigueur au départ a permis le développement du Maïs depuis 20 ans en France;

— un essai diallèle entre 5 lignées que nous avons réalisé en 1972 montre que les différences entre variétés sont dues pour l'essentiel à l'aptitude générale à la combinaison et que les différences entre hybrides réciproques sont dues à un effet maternel (Wuilleme, 1973). La qualité des semences est donc un caractère important pour la vigueur au départ.

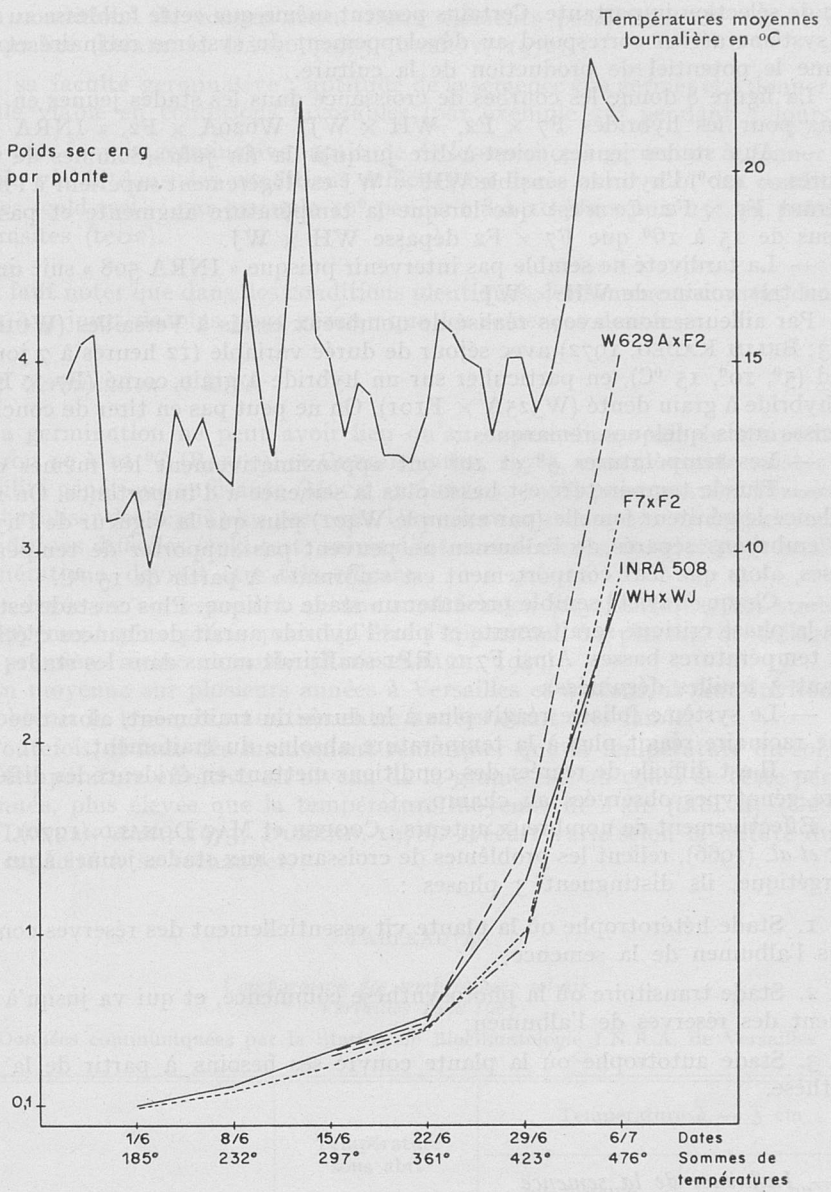


FIG. 8. — *Poids sec des plantules, Mons 1977*

Malheureusement, il est difficile d'établir une relation entre la vigueur au départ et la productivité ou le développement, sans doute parce que les notations reflètent souvent plus la qualité de la semence ou le stade de développement que réellement la tolérance aux températures basses.

Dans ces conditions, il est essentiel qu'un niveau de tolérance suffisant soit obtenu pour ne pas retarder la floraison, mais il n'y a pas lieu d'exercer une pres-

sion de sélection importante. Certains pensent même que cette faiblesse au niveau du système aérien correspond au développement du système racinaire et conditionne le potentiel de production de la culture.

La figure 8 donne les courbes de croissance dans les stades jeunes en 1977 à Mons pour les hybrides F7 × F2, WH × WJ, W629A × F2, « INRA 508 » :

— Aux stades jeunes, c'est-à-dire jusqu'à la fin juin (Sommes de températures = 420°) l'hybride sensible WH × WJ est légèrement supérieur à l'hybride tolérant F7 × F2. Ce n'est que lorsque la température augmente et passe au-dessus de 15 à 16° que F7 × F2 dépasse WH × WJ.

— La tardiveté ne semble pas intervenir puisque « INRA 508 » suit une évolution très voisine de WH × WJ.

Par ailleurs, nous avons réalisé de nombreux essais à Versailles (Wuilleme, 1973; Belim Kadeo, 1972) avec séjour de durée variable (12 heures à 7 jours) au froid (5°, 10°, 15 °C), en particulier sur un hybride à grain corné (F7 × EP1) et un hybride à grain denté (W325A × F101). On ne peut pas en tirer de conclusions précises mais quelques remarques :

— Les températures 5° et 10° ont approximativement les mêmes effets.

— Plus la température est basse plus la semence a d'importance. On met en évidence le géniteur femelle (par exemple W401) plus que la vigueur de l'hybride. Les embryons séparés de l'albumen ne peuvent pas supporter de températures basses, alors que leur comportement est « normal » à partir de 15 °C.

— Chaque variété semble présenter un stade critique. Plus ce stade est tardif plus la phase critique serait courte et plus l'hybride aurait de chances d'échapper aux températures basses. Ainsi F7 × EP1 souffrirait moins dans les stades jeunes (avant 3 feuilles dégainées).

— Le système foliaire réagit plus à la durée du traitement, alors que le système racinaire réagit plus à la température absolue du traitement.

— Il est difficile de recréer des conditions mettant en évidence les différences entre génotypes observées au champ.

Effectivement de nombreux auteurs : Cooper et Mac Donald (1970), Whalley *et al.* (1966), relient les problèmes de croissance aux stades jeunes à un aspect énergétique, ils distinguent 3 phases :

1. Stade hétérotrophe où la plante vit essentiellement des réserves contenues dans l'albumen de la semence;

2. Stade transitoire où la photosynthèse commence, et qui va jusqu'à l'épuisement des réserves de l'albumen;

3. Stade autotrophe où la plante couvre ses besoins à partir de la photosynthèse.

2. — *Influence de la semence*

La semence intervient à 2 niveaux :

— *germination et levée,*

— *importance des réserves sur la vigueur au départ.*

La qualité de la semence est donc un élément essentiel pour le devenir de la plante et de la culture. Elle dépend essentiellement de son âge, des conditions de maturation, de l'aptitude de la plante mère à donner de « bonnes semences »

et des conditions de conservation. Deux éléments permettent de caractériser cette qualité (FOARE et DAVID, 1975; BARLOY, 1972) :

1. sa faculté germinative : aptitude de la semence et à germer et à donner une plantule viable en conditions favorables (par exemple 25° pendant 7 jours);

2. son énergie germinative; aptitude de la semence à germer et à donner une plantule viable dans des conditions difficiles ou après avoir subi des conditions difficiles (cold-test) : par exemple 10° pendant 8 à 10 jours puis 25°, en présence de parasites (terre).

Il faut noter que dans des conditions identiques, les semences cornées demandent 2 à 3 jours de plus pour germer que les semences dentées.

a) *Germination et levée :*

La germination ne peut avoir lieu qu'au dessus d'un seuil de température d'environ 10 à 12 °C (BARLOY et CHEROUVRIER, 1976), mais il semble exister une variabilité génétique suffisante (MOCK et SKRDLA, 1978) pour pouvoir abaisser ce seuil et réaliser des semis plus précoces. Une sélection récurrente sur la germination en conditions difficiles (cold-test) suivie d'intercroisements, en serre pour accélérer les générations, devrait être très efficace.

La levée ne correspond à aucune modification physiologique. Un stade de développement plus précis pourrait être l'apparition du plateau de tallage ou de la première racine coronale (KIESSELBACH, 1949).

En moyenne sur plusieurs années à Versailles et à Mons, il faut environ 83° pour obtenir la levée, la variation entre années étant très faible.

Toutefois, il faut dès maintenant remarquer que la température du sol, qui est la température effective au niveau de la graine est, au cours de cette période de l'année, plus élevée que la température moyenne de l'air (tabl. 4) (GESLIN, 1944; DUNCAN *et al.*, 1973; DURAND, 1978). L'écart varie selon la nature du sol et sa capacité à se réchauffer.

TABLEAU 4

Comparaison des températures sol-air
Versailles 1948-1967

Données communiquées par la Station de Bioclimatologie I.N.R.A. de Versailles

	Température sous abri	Température à — 5 cm	
		sol gazonné	sol nu
Mars	6,5	6,6	7,0
Avril	9,6	10,9	11,2
Mai	12,7	15,2	16,2
Juin	15,8	18,5	19,2
Juillet	17,6	20,6	20,2
Août	17,0	19,5	18,4
Septembre	15,1	16,6	16,7

TABLEAU 5

Effet du mulch pétrolier et du plastique sur la précocité de floraison (en jours)

	Sol nu	Mulch	Plastique
CP 170.	0	— 2	— 7
INRA 230	+ 2	0	— 5
INRA 260	+ 5	+ 3	— 1
Écart moyen par rapport au sol nu	0	— 2	— 7

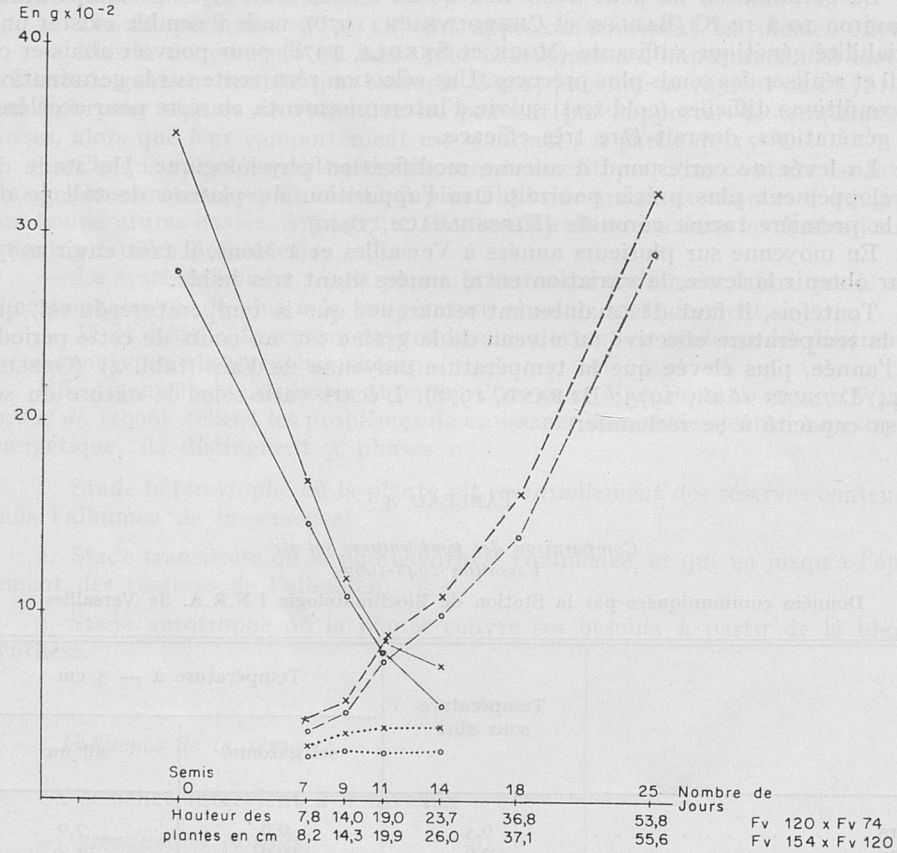


FIG. 9. — *Évolution du poids sec du grain et de la plantule lors de la germination*

× FVI54 × FVI20
○ FVI20 × FV74
——— grain
- - - - - partie aérienne } plantule
. . . . racines }

Par conséquent, les besoins de température pour la germination sont sous-estimés quand on ne considère que la température de l'air. Cela est particulièrement net quand on réchauffe artificiellement le sol au moyen de mulch pétrolier ou de plastique (tabl. 5). En mai-juin la température du sol sous plastique est supérieure d'environ 4 à 6° à celle du sol nu selon la qualité et l'épaisseur du plastique utilisé.

b) *Importance des réserves de la semence :*

L'évolution du poids du grain et du poids de la plantule est donnée dans la figure 9 à partir d'un essai réalisé à Versailles durant l'hiver 1970-1971.

Les deux hybrides Fv154 × Fv120 (à grain corné-denté) et Fv120 × Fv74 (à grain corné) ont été mis à germer en serre dans du sable, en pesant individuellement chaque grain. Six prélèvements correspondant chacun à 10 plantules ont été réalisés entre la levée et le stade 4-5 feuilles visibles.

L'effet du poids de la semence sur la plantule n'est pas bien connu (Chaussat et Le Deunff, 1975; Hunter et Kannenberg, 1972), mais il faut se souvenir que la graine contient 5 feuilles préformées (Aldrich *et al.*, 1975).

De nombreux résultats (tabl. 6) montrent l'effet de l'origine de la semence et du sens du croisement sur le rendement et la précocité. Cette constatation a

Tableau 6

Influence du sens du croisement et de l'origine de la semence sur la valeur des hybrides (Mons, 1977)

	Origine de la semence	Rendement qx/ha	% matière sèche du grain
(F7 × F2) × W401	Commerce	70,5	60,4
(F7 × F2) × W401	Mons 76	66,4	60,0
W401 × (F7 × F2)	Versailles 76	54,6	57,9
(F7 × F2) × F186	Commerce	54,5	58,7
(F7 × F2) × F186	Mons 76	58,7	59,4
(F7 × F2) × Fv230.	Mons (Serre) 76	65,4	59,0
(F7 × F2) × Fv230	Clermont 76	65,1	60,4
F230 × (F7 × F2) (*)	Mons 76	39,9	59,7
F230 × (F7 × F2) (*)	Versailles 76	35,9	59,6

ppds 10,2 qx/ha.
(*) Peuplement insuffisant.

des conséquences graves en sélection, puisque l'on juge souvent dans les essais à la fois la valeur du génotype et la valeur de la semence. En effet, pour plus de simplicité, les génotypes à étudier sont castrés et utilisés comme femelle dans un isolement où le testeur commun (le plus souvent hybride simple) est utilisé comme mâle. En fait, il faudrait produire les semences dans les mêmes conditions, c'est-à-dire en utilisant le testeur commun hybride simple comme femelle. Par exemple dans l'essai diallèle 1972 déjà cité, la valeur de certaines lignées est différente suivant qu'elles sont utilisées comme mâle ou comme femelle (tabl. 7).

TABLEAU 7

Résultats moyens des hybrides d'un essai diallèle entre 4 lignées (Versailles 1972)

	Fv154		Fv206	
	Mâle	Femelle	Mâle	Femelle
Vigueur au départ	4,2	6,0	6,3	4,3
Rendement (qx/ha)	65,9	67,9	65,2	55,7
Humidité du grain à la récolte (%) .	49,1	48,1	42,6	44,1

La durée d'action des réserves de la semence est de 12 jours pour COOPER et MAC DONALD (1970). On peut la mesurer par culture en l'absence de CO_2 ou sur milieu dépourvu d'éléments minéraux. Dans l'essai de croissance Mons 1977, si on calcule le taux relatif de croissance par jour, c'est-à-dire l'augmentation de poids ramené au poids de la plantule, on voit (fig. 10) que la photosynthèse ne prend le relai des réserves des semences que vers le 15 juin, la plante a alors 5 feuilles visibles. Cet indice passe par un maximum aussitôt la différenciation de l'apex puis diminue de façon assez régulière.

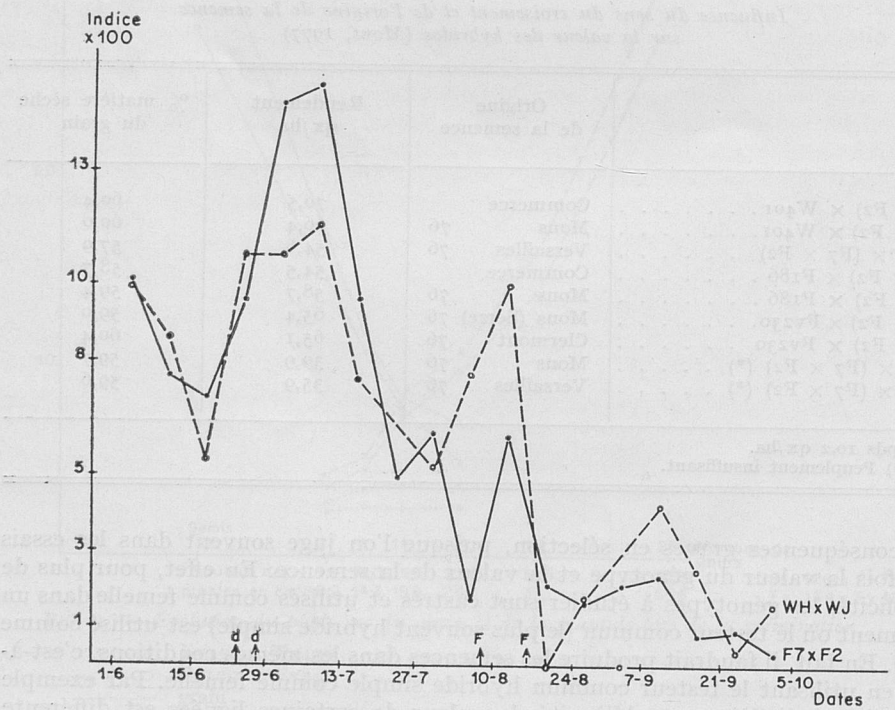


FIG. 10. — *Indice relatif de croissance*
(F : floraison d : différenciation de l'apex)

Conclusion :

Il semble que la phase critique où la « vigueur au départ » peut être notée efficacement, se situe après le 15 juin (jusqu'à cette époque l'influence de la semence est prépondérante) et avant le 20-25 juin, date à laquelle la montée est déclenchée. Cette phase critique serait plus précoce et plus longue chez les Maïs à grain denté qui germent plus vite et développent une surface foliaire plus importante, donc épuisent plus vite leurs réserves.

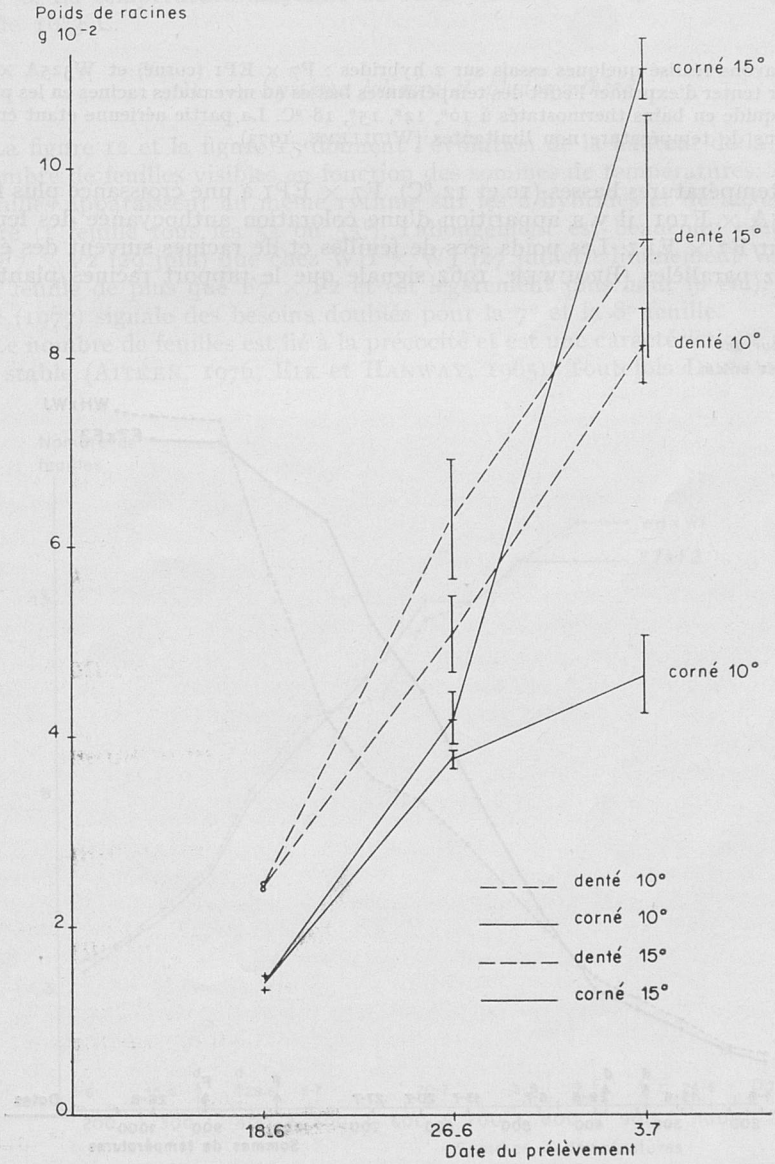


FIG. 11. — *Croissance des racines*

3. — *Importance des racines*

Les racines ont un rôle important par leur développement et par leur activité. On peut penser en particulier aux possibilités d'absorption et de transfert de l'eau (BROUWER, 1963) et des éléments minéraux (effets de « fertilisation starter » en Bretagne, COPPENET, 1974).

BROUWER (1962) montre que les températures basses du milieu racinaire diminuent la division cellulaire, l'élongation cellulaire et le nombre de feuilles surtout entre le stade 4 feuilles et le stade 6 feuilles (BEAUCHAMP et LATHWELL, 1966).

Nous avons réalisé quelques essais sur 2 hybrides : F7 × EP1 (corné) et W325A × F101 (denté) pour tenter d'exprimer l'effet des températures basses au niveau des racines en les plaçant en milieu liquide en bains thermostatés à 10°, 12°, 15°, 18 °C. La partie aérienne étant en serre en conditions de température non limitantes (WUILLEME, 1973).

Aux températures basses (10 et 12 °C), F7 × EP1 à une croissance plus faible que W325A × F101, il y a apparition d'une coloration anthocyanée des feuilles, surtout sur F7 × EP1. Les poids secs de feuilles et de racines suivent des évolutions assez parallèles (BROUWER, 1962 signale que le rapport racines/plante est

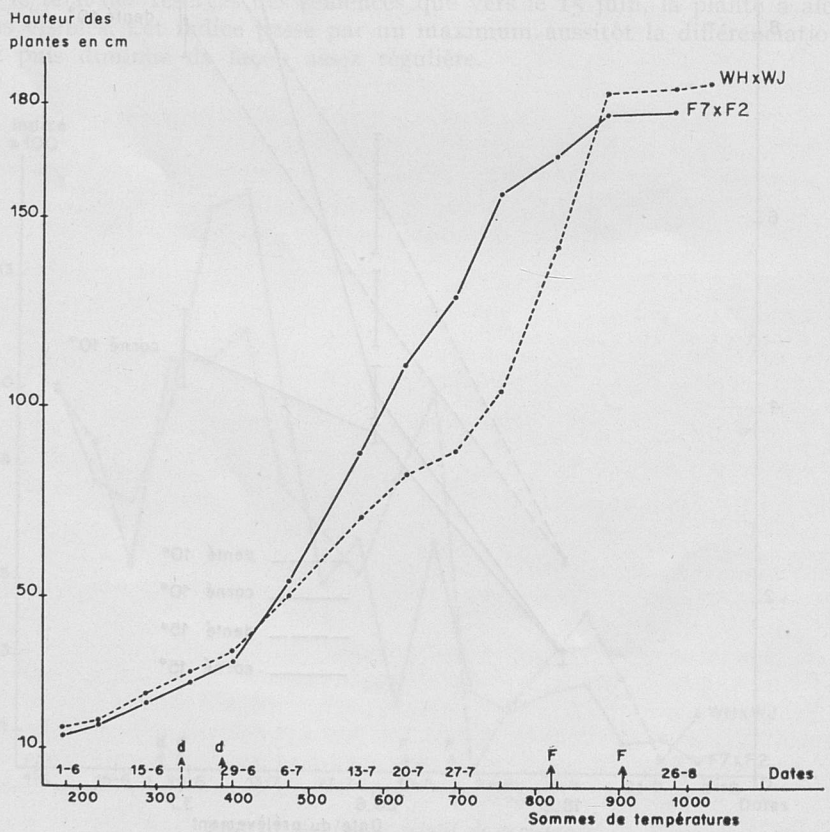


FIG. 12. — *Évolution de la hauteur des plantes, Mons 1977*

constant quelles que soient les températures). Par contre à 15 °C, il semble que F7 × EP1 ait une croissance rapide alors que W325A × F101 suit une évolution parallèle à ce qui se passe à 10 °C (fig. 11).

Il y aurait donc un seuil de température différent au niveau des racines entre ces deux génotypes pour passer à la phase de croissance rapide.

F7 × EP1 a une meilleure croissance que W325A × F101 à 15 et 18 °C. Par conséquent, pour reproduire les différences de vigueur au départ observées au champ il faut considérer que la température critique est relativement élevée, 15-18 °C. La température moyenne du sol à Versailles en mai est de 15°5 et en juin de 19°3 C.

B. — *Système foliaire et photosynthèse*

La figure 12 et la figure 13 donnent l'évolution de la hauteur de la plante et du nombre de feuilles visibles en fonction des sommes de températures. Alors que les feuilles apparaissent au même rythme sur les 2 hybrides et de façon presque linéaire (1 feuille tous les 54 ou 55°), l'allongement est beaucoup plus précoce chez F7 × F2 (29 juin) que chez WH × WJ (27 juillet). Finalement WH × WJ a une feuille de plus que F7 × F2 et est légèrement plus haut (6 cm). Chérouvrier (1977) signale des besoins doublés pour la 7e et la 8e feuille.

Le nombre de feuilles est lié à la précocité et est une caractéristique génétique assez stable (Aitken, 1976; Eik et Hanway, 1965). Toutefois Duncan et Hes-

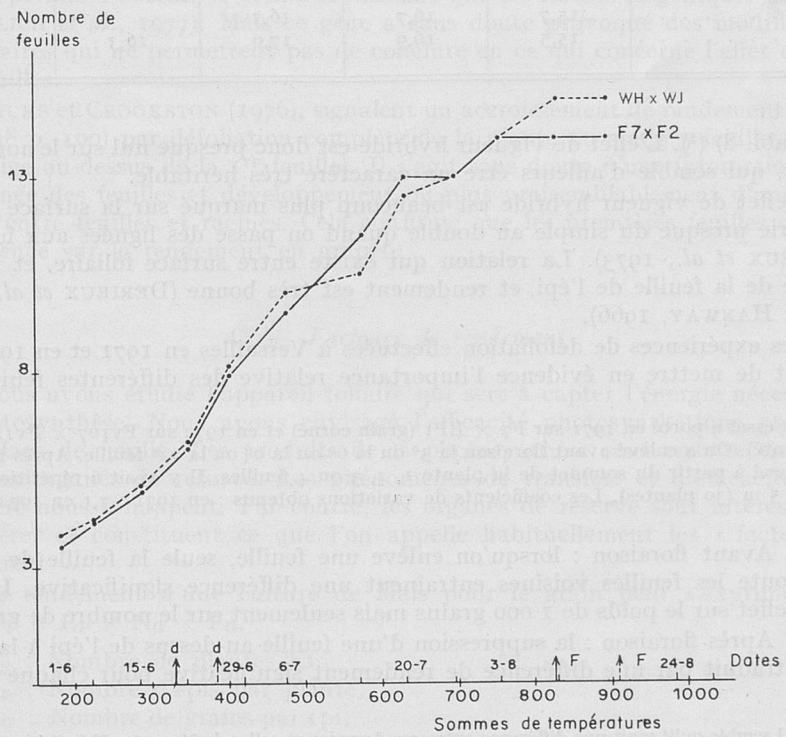


Fig. 13. — *Apparition des feuilles*

KETH (1968), signalent que le nombre de feuilles augmente de 20 à 26 quand la température passe de 15 à 36°. Entre nos 2 hybrides la différence de précocité est de 80°, ce qui correspond pour l'essentiel à la formation d'une feuille supplémentaire (55°). Pour EIK et HANWAY, 1965, la mise en place d'une feuille demande plus de sommes de température chez les tardifs que chez les précoces. Effectivement en divisant la somme de température semis-floraison par le nombre de feuilles nous obtenons environ 60° pour F7 × F2, WH × WJ et W629A × F2 mais 67° pour « INRA 508 ».

La variabilité du nombre de feuilles est faible, elle va, en 1977 à Mons de 14 (F7 × F2) à 16 (« INRA 508 ») (tabl. 1). Dans l'essai diallèle Versailles 1971-72, le nombre de feuilles des lignées varie de 14,8 à 16,3 et celui des hybrides de 15,4 à 17 (tabl. 8) (1). L'effet de vigueur hybride est donc presque nul sur le nombre de feuilles, qui semble d'ailleurs être un caractère très héritable.

TABLEAU 8

Nombre de feuilles des hybrides et des lignées d'un essai diallèle (Versailles 71-72)

	F206	F107	W401	F154	Moyenne des hybrides
F206	*14,8*				15,5
F107	15,4	*15,7*			16,3
W401	15,7	16,7	*16,3*		16,5
F154	15,5	16,9	17,0	*16,3*	16,5

L'effet de vigueur hybride est beaucoup plus marqué sur la surface foliaire qui varie presque du simple au double quand on passe des lignées aux hybrides (DERIEUX *et al.*, 1973). La relation qui existe entre surface foliaire, et surtout surface de la feuille de l'épi, et rendement est très bonne (DERIEUX *et al.*, 1973, EIK et HANWAY, 1966).

Des expériences de défoliation effectuées à Versailles en 1971 et en 1972 permettent de mettre en évidence l'importance relative des différentes feuilles :

Cet essai a porté en 1971 sur F7 × EP1 (grain corné) et en 1972 sur FV107 × FV120 (grain corné-denté). On a enlevé avant floraison la 3e ou la 6e ou la 9e ou la 12e feuille. Après floraison, on a enlevé à partir du sommet de la plante 1, 2, 3 ou 4 feuilles. Il y avait 6 répétitions d'une ligne de 5 m (30 plantes). Les coefficients de variations obtenus : en 1971 : 7,1 en 1972 : 8,6.

— Avant floraison : lorsqu'on enlève une feuille, seule la feuille de l'épi et sans doute les feuilles voisines entraînent une différence significative. Il n'y a aucun effet sur le poids de 1 000 grains mais seulement sur le nombre de grains.

— Après floraison : la suppression d'une feuille au-dessus de l'épi à la floraison se traduit par une différence de rendement significative pour chaque feuille,

(1) Il semble qu'il y ait une différence entre ces données et celles de Mons 77. Il faut bien définir si l'on compte la feuille « cotylédonaire » et la feuille réduite située juste sous la panicule.

sauf pour la feuille supérieure réduite pour laquelle l'effet serait plutôt favorable; Cette feuille n'est apparemment pas une feuille vraie mais une spathe qui enveloppe la panicule. BALDY 1973 considère que le nombre et la répartition des stomates de cette feuille s'apparente plus à celles des spathes qu'à celles des feuilles.

La panicule ralentit également la photosynthèse, même quand les échanges avec la plante ont été supprimés, donc sans doute par l'effet d'ombrage (HUNTER *et al.*, 1969). On pourrait donc envisager une sélection pour réduire la taille de la panicule, l'économie d'énergie résultant de la réduction de la production de pollen n'étant pas non plus négligeable.

L'activité photosynthétique des feuilles est plus difficile à étudier. Elle ne semble pas influencée par l'âge de la feuille qui garderait longtemps le même potentiel (CHARTIER et BETHENOD, 1978) mais cette activité diminuerait après la floraison (FOUSOVA et AVRATOVSCUKOVA, 1967). Nous avons fait l'hypothèse précédemment (DERIEUX *et al.*, 1973) que la variabilité génétique pour ce caractère s'exprimerait mieux aux températures basses (températures naturelles) qu'à l'optimum de photosynthèse. De toutes façons, cet élément ne semble pas déterminant (HANSON, 1971).

L'effet favorable du port dressé sur la pénétration de la lumière et donc sur la production n'a pas reçu de démonstration pratique dans nos conditions. Il semble que si l'on tient compte du rayonnement global (direct + diffus) et des rediffusions à l'intérieur de la culture, et pas seulement du rayonnement direct, l'importance du port soit très réduite (VARLET-GRANCHET et BONHOMME, 1979).

Le gène « liguleless » introduit par back-cross dans du matériel classique n'a jamais permis d'obtenir le même rendement que les formes isogéniques normales (FROHLICH *et al.*, 1977). Mais ce gène a sans doute provoqué des modifications secondaires qui ne permettent pas de conclure en ce qui concerne l'effet du port des feuilles.

HICKS et CROOKSTON (1976), signalent un accroissement de rendement important (48 p. 100) par défoliation complète de la plante au stade 5 feuilles (coupe de la tige au-dessus de la 1re feuille). Il s'agit sans doute d'une interaction entre croissance des feuilles et développement ou plus vraisemblablement d'une interaction entre feuilles et racines. Cela confirme que les premières feuilles ont peu d'influence sur le rendement en grains.

C. — *Facteurs de rendement*

Nous avons étudié l'appareil foliaire qui sert à capter l'énergie nécessaire à la photosynthèse. Nous avons envisagé l'efficacité photosynthétique par unité de surface de feuille. Les produits de la photosynthèse sont ensuite transférés dans les organes de réserve. Les phénomènes de transfert et d'efficacité de ce transfert nous échappent. Par contre, les organes de réserve sont intéressants à considérer et constituent ce que l'on appelle habituellement les « facteurs du rendement ».

Le rendement d'une culture de Maïs pour le grain peut s'exprimer ainsi $P = N_P \times E_P \times N_G \times P_G$.

N_P : Nombre de plantes/ha;
E_P : Nombre d'épis par plante;
N_G : Nombre de grains par épi;
P_G : Poids du grain.

Nombre de plantes

Le nombre de plantes par hectare est déterminé par le nombre de grains semés et la proportion de grains donnant une plantule viable (on compte généralement 85 à 90 p. 100). Les plantes précoces ayant une surface foliaire réduite et de façon générale une vigueur plus faible, il est nécessaire de les cultiver à des densités de peuplement plus fortes : 80 000 plantes/ha pour le grain dans nos conditions. La productivité augmente généralement jusqu'à 110-120 000 plantes/ha mais les tiges deviennent très fines et les risques de verse très importants (tabl. 9).

TABLEAU 9

Effet densités — Essai Mons 1977
Moyenne 10 hybrides

Densités (milliers de plantes/ha)	70	90	110
% matière sèche du grain	60,0	59,0	58,4
% verse	12	13	22
Rendement (qx/ha)	63,9	67,0	68,1

Nombre d'épis par plante

Plus la densité augmente, plus il y a de plantes stériles. Inversement quand les densités sont insuffisantes, il peut y avoir plus de un épi par plante, en particulier avec les variétés prolifiques. Ces variétés, pour l'instant tardives, permettent de compenser les densités insuffisantes, mais surtout semblent rester fertiles plus longtemps quand on augmente la densité (BERTIN *et al.*, 1976).

En conditions normales à Versailles (75 000 pl/ha) en 1971, la comparaison de 18 hybrides montre une variation de 89 à 106 épis pour 100 plantes. Il n'y a pas de corrélation significative avec le rendement.

Cet essai portait sur 18 hybrides simples, 6 hybrides à grain corné, 6 à grain denté, 6 à grain corné-denté et 3 répétitions de 5 lignes de 30 plantes. La floraison de chaque plante a été marquée par passage toutes les 48 heures. Onze prélèvements (4 épis par parcelle) ont été faits à partir de 21 jours après floraison, puis tous les 7 jours; 50 grains étaient prélevés par épi dans le tiers médian. Une ligne de 30 plantes a été récoltée dans les conditions habituelles.

Nombre de grains par épi

Le nombre d'ovules par épi est déterminé très tôt dans la vie de la plante. La fécondation est très importante, elle est soumise aux conditions climatiques : disponibilité en eau surtout, mais aussi température favorable. En particulier, les températures trop élevées sont défavorables à la fécondation. Quand les conditions

ne sont pas bonnes (le plus souvent à cause de la sècheresse) les extrémités d'épis ne sont pas fécondées.

Le nombre de grains par épi est le facteur du rendement le plus variable. Dans l'essai 1971 à Versailles, il varie de 248 à 439. La corrélation avec le rendement est très bonne ($r = 0{,}68^{**}$), de même que la corrélation rendement-longueur de l'épi. Dans cet essai la corrélation étroite entre rendement et tardiveté est confirmée ($r = 0{,}84^{***}$).

Poids de 1 000 grains

Le poids de 1 000 grains potentiel est une caractéristique génétique, mais il faut pour le réaliser que la durée de la période d'accumulation des réserves dans le grain soit suffisante. Dans l'essai 1971, il varie de 229 à 352 g. La corrélation avec le rendement n'est pas significative.

Même si le nombre de grains est très réduit, il y a peu de possibilités de compensation au niveau du poids du grain. Bloc et Gouet (1978) montrent que si on réduit le nombre de grains par une alimentation hydrique insuffisante avant floraison, cette alimentation étant normale après fécondation (« INRA 508 »), il n'y a pas augmentation du poids de 1 000 grains. Par contre une mauvaise alimentation hydrique (50 p. 100 des besoins) après fécondation peut réduire considérablement le poids du grain : 86 g au lieu de 312 g pour 1 000 grains.

Conclusion

Par conséquent, l'élément principal du rendement en grain est le nombre de grains par épi. S'il peut être soumis à des accidents de fécondation, le potentiel (nombre d'ovules) est déterminé très tôt (Gay et Ménétrier, 1977) (avant la différenciation, qui se produit à 7-8 feuilles visibles, fin juin, poids sec de la plante = 7 p. 1 000 du poids final).

Il faudrait donc étudier les éléments qui font varier le nombre d'ovules.

D. — *Maturation du grain*

L'étude du développement a montré qu'à floraison égale, les besoins en température pour atteindre la maturité pouvaient être différents. Une action de sélection à ce niveau pourrait donc donner des résultats intéressants. Nous avons réalisé de nombreux essais entre 1968 et 1977. En 1970 une collection de 150 lignées avait été étudiée au moyen de 4 prélèvements successifs. L'essai principal sur hybrides a été réalisé en 1971 à Versailles avec la collaboration de P. Desbons. Il a été décrit précédemment.

1. — *Accumulation de matière sèche dans le grain*

Le poids maximum du grain détermine le rendement potentiel, il est fonction de la vigueur des hybrides, de la densité de peuplement, de la durée d'accumulation des réserves dans le grain.

Les courbes de la figure 14 montrent l'évolution du poids sec des grains d'un

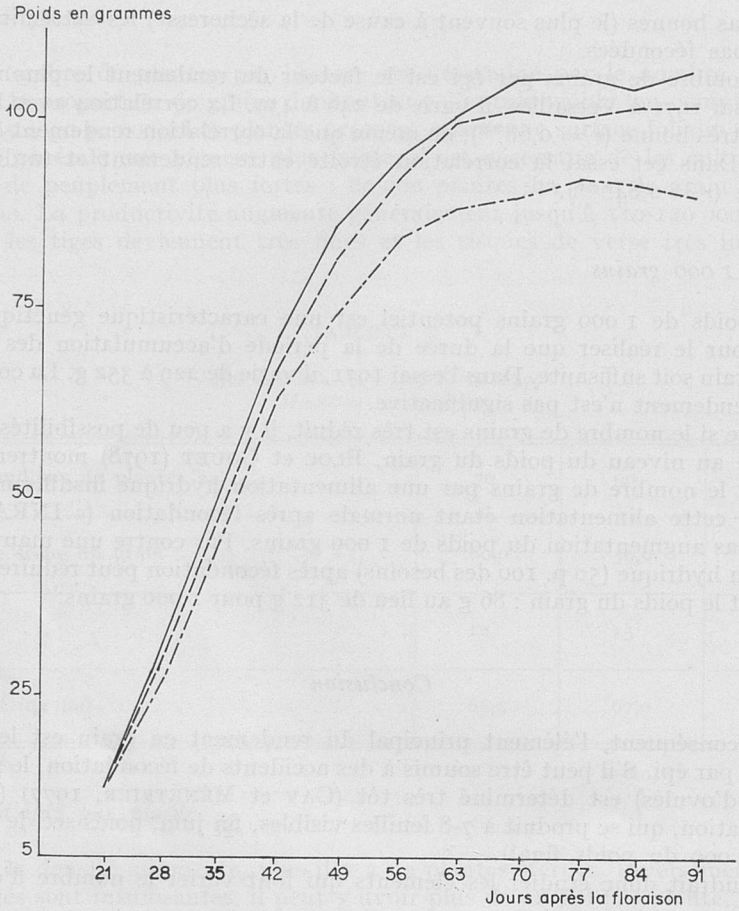


FIG. 14. — *Évolution du poids sec de grains par épi*

- - - - - - - moyenne des cornés
——————— moyenne des cornés-dentés
—.—.—. moyenne des dentés

épi. Il y a une phase linéaire d'accumulation puis un ralentissement et un palier. En 1971 à Versailles, le maximum de poids sec du grain est atteint entre 63 et 77 jours après floraison, ou encore entre 671 et 881 °C. A ce stade le pourcentage de matière sèche du grain varie de 61,5 à 70,4. Il n'y a pas de relation entre précocité du maximum du poids sec et pourcentage de matière sèche du grain, par conséquent la récolte peut intervenir certaines années avant que le poids maximum du grain soit atteint et entraîner une perte de plusieurs quintaux. Généralement les grains cornés atteignent le maximum de poids sec plus vite que les grains dentés.

Dans l'essai F.A.O. 1977, la somme de température nécessaire entre la floraison et 35 p. 100 d'eau dans le grain comparée à la somme de température nécessaire pour arriver au maximum du poids du grain donne un coefficient de corrélation $r = 0{,}54$ NS (tabl. 10).

La liaison entre les 2 caractères n'est pas étroite et selon le critère retenu, on peut avoir un classement de précocité différent.

TABLEAU 10

Sommes de température nécessaires depuis la floraison femelle pour atteindre 35 p. 100 d'eau dans le grain ou le maximum de poids sec

	Humidité du grain / 35 %		Poids maximum du grain	
	Somme de température nécessaire	Coefficient de corrélation entre données observées et données calculées	Somme de température nécessaire	Coefficient de corrélation entre données observées et données calculées
CP 170	709	0,98	816	0,96
F7 × F2	784	0,98	819	0,96
A654 × F2	839	0,98	976	0,98
LG 11	793	0,98	871	0,97
INRA 260	818	0,98	840	0,98
F478 × W705A	733	0,97	845	0,97
A632 × W117	868	0,96	943	0,92
W64A × F546	827	0,98	899	0,97
A632 × Va26	907	0,99	926	0,97
B73 × Mo17	872	0,98	812	0,94

Dans cet essai, l'évolution du poids du grain est ajustée à une courbe de la forme $y = a + bx + cx^2$ selon la méthode de BLOC et GOUET (1978). Les coefficients de corrélation obtenus entre données observées et données calculées sont supérieurs à 0,92 et dans la plupart des cas compris entre 0,96 et 0,98. On a donc là une bonne représentation de l'évolution du poids du grain.

Influence des facteurs climatiques

Dans l'essai Versailles 1971, nous avons mis en relation l'évolution du poids du grain avec différents éléments climatiques : température, insolation, évapotranspiration. Seule la température est liée significativement à l'évolution du poids du grain.

La fin de la migration des réserves vers le grain est marquée par l'apparition d'une couche brune (black-layer) à la base du grain (DAYNARD, 1972) mais ce marqueur n'est pas utilisable dans nos conditions où l'on atteint le plus souvent le palier de l'évolution du poids du grain assez loin de son potentiel pour des raisons accidentelles : sécheresse, maladies (Fusariose) ou températures basses.

2. — *Poids d'eau du grain*

Les figures 15 et 16 montrent que le poids d'eau du grain passe par un maximum 35 à 40 jours après la floraison. Ce maximum permet de distinguer 3 phases dans la maturation du grain :

— phase 1 : accumulation d'eau et de matière sèche;
— phase 2 : accumulation de matière sèche et perte d'eau;
— phase 3 : perte d'eau — palier ou légère diminution du poids sec.

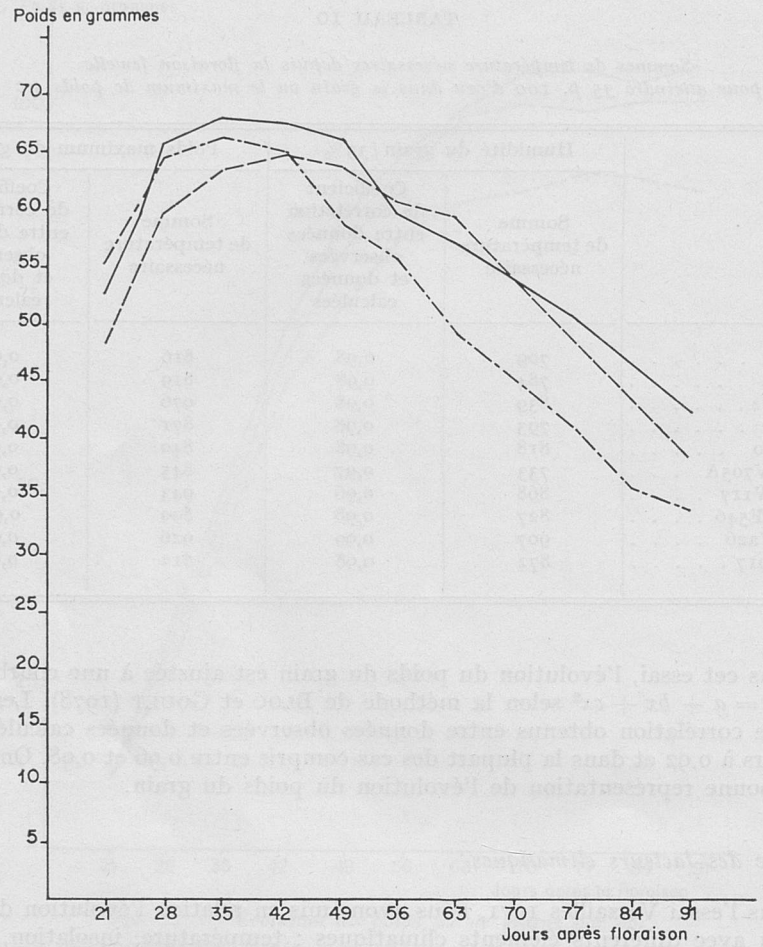


FIG. 15. — *Évolution du poids d'eau du grain d'un épi*

- - - - - - - moyenne des cornés
———— moyenne des cornés-dentés
—.—.—. moyenne des dentés

On voit sur la figure 15 que le poids d'eau passe par un maximum plus tôt chez les dentés (35 j au lieu de 42 j pour les cornés) pour lesquels la perte d'eau est ensuite plus rapide. La figure 16 montre que la variabilité génétique dans ce domaine est grande. Mais il n'y a aucune corrélation significative entre perte d'eau et facteurs climatiques.

La diminution du poids d'eau après le palier est linéaire. La pente de la droite de régression en fonction du nombre de jours varie de 0,3 à 0,7.

Dans cet essai, nous avons constaté une corrélation significative entre longueur du pédoncule et vitesse de perte d'eau, ce qui laisserait supposer que le pédoncule constitue un obstacle au flux d'eau vers l'épi. Par contre, il n'y a pas de relation significative avec le nombre de spathes et la précocité de maturité physiologique.

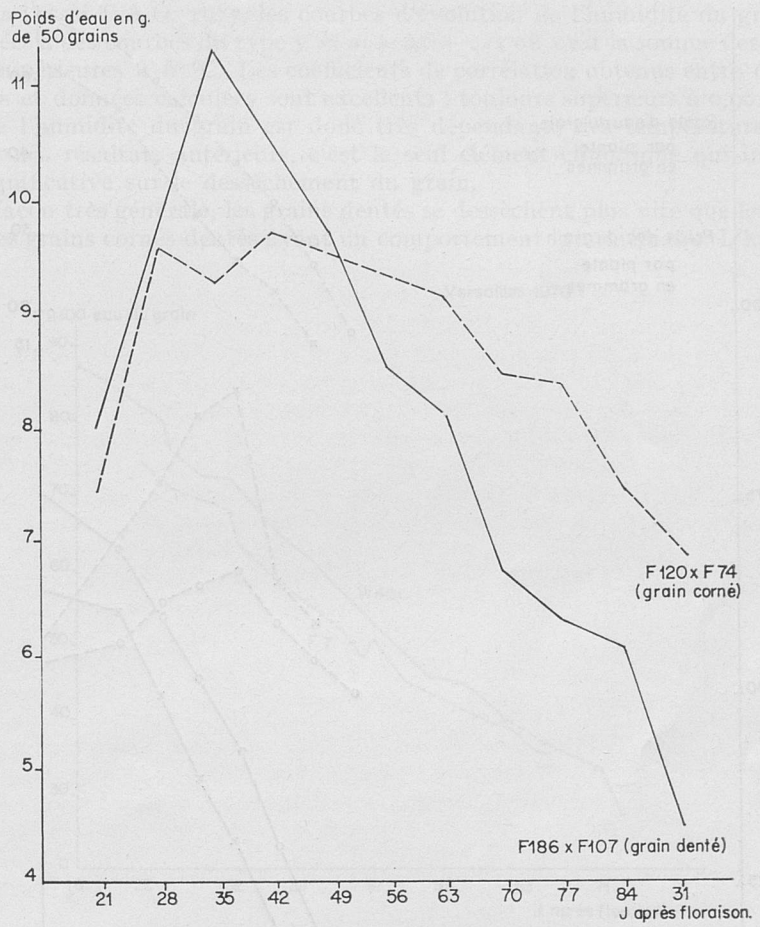


FIG. 16. — *Évolution du poids d'eau du grain*

Ce stade repère est d'autant plus intéressant qu'il correspond généralement au moment où la production de matière sèche de la plante entière s'arrête. Nous avons observé ce phénomène sur différents essais. On peut l'illustrer sur l'essai ATP 1977 Mons, la figure 17 donne le poids d'eau des 2 hybrides F7 × F2 et WH × WJ. Le maximum correspond approximativement au maximum de la courbe d'accumulation de la matière sèche plante entière.

3. — *Dessèchement du grain*

C'est l'élément essentiel qui détermine la récolte dans la pratique. La récolte commence à des humidités de l'ordre de 38 p. 100, parfois plus dans de mauvaises conditions. Toutefois, il faudrait également tenir compte de la facilité de battage et de la résistance mécanique du grain à la casse à humidité élevée.

Le dessèchement du grain ne résulte pas seulement de la perte d'eau, mais

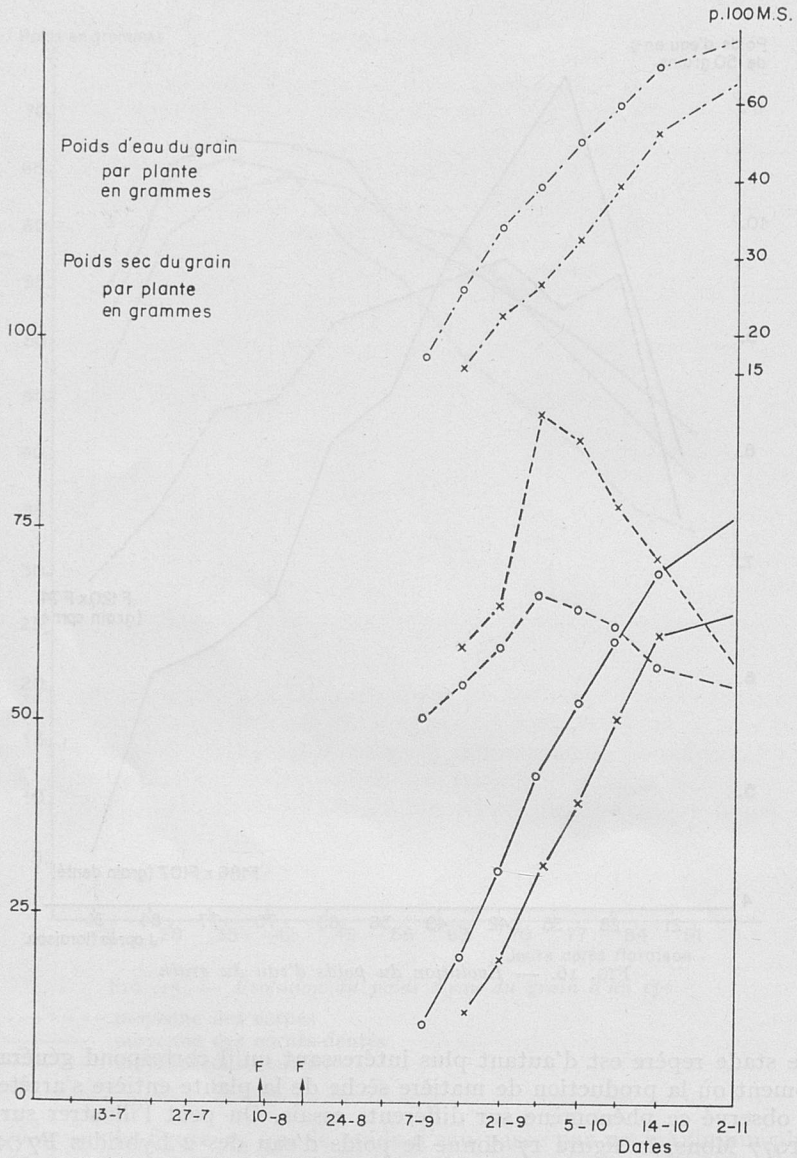


FIG. 17. — *Poids sec, poids d'eau et pourcentage de matière sèche du grain, Mons 1977*

o F7 × F2
× WH × WJ
——— poids sec
- - - - poids d'eau
—·— p. 100 de matière sèche

aussi de l'accumulation de matière sèche puisqu'il correspond à l'évolution du rapport :

$$\frac{\text{poids d'eau}}{\text{poids d'eau} + \text{poids sec}}$$

Dans l'essai F.A.O. 1977, les courbes d'évolution de l'humidité du grain ont été ajustées à des courbes du type $y = a + bx + c/x$ où x est la somme des températures supérieures à 6 °C. Les coefficients de corrélation obtenus entre données observées et données calculées sont excellents : toujours supérieurs à 0,96. L'évolution de l'humidité du grain est donc très dépendante des températures. Cela confirme nos résultats antérieurs, c'est le seul élément climatique qui influe de façon significative sur le dessèchement du grain.

De façon très générale, les grains dentés se dessèchent plus vite que les grains cornés, les grains cornés-dentés ayant un comportement intermédiaire. L'humidité

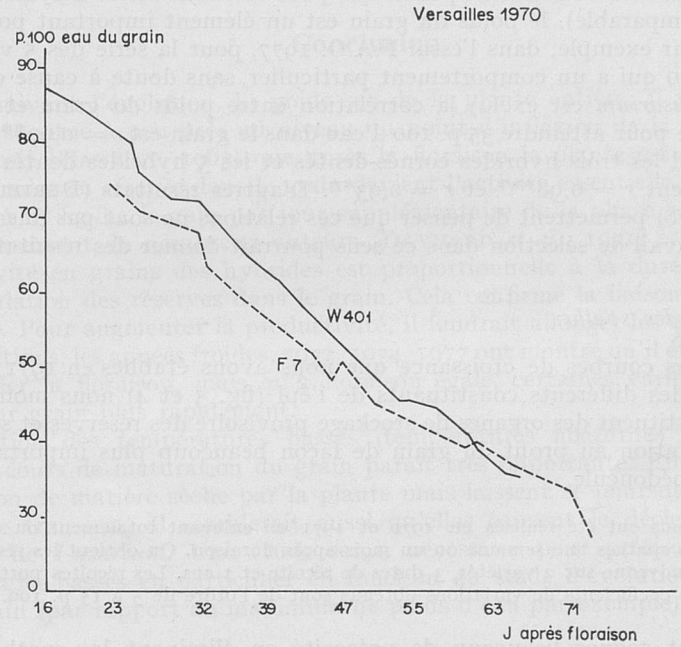


FIG. 18. — *Évolution de l'humidité du grain d'une lignée à grain denté (W401) et d'une lignée à grain corné (F7)*
Dates de floraison : F7 : 19 juillet
W401 : 26 juillet

des grains dentés est d'ailleurs plus élevée que celle des grains cornés jusqu'à environ 38 à 40 p. 100 d'eau dans le grain, niveau auquel les courbes se croisent (fig. 18).

PURDY et CRANE (1967) et HELM et ZUBER (1969) estiment que le dessèchement du grain dépend essentiellement de l'épaisseur du péricarpe, mais une sélection dans ce sens risquerait d'augmenter la fragilité du grain (éclatement, attaques de maladies, fragilité au battage).

Nous avons effectivement constaté que le dessèchement du grain était un phénomène essentiellement mécanique d'évaporation au niveau du grain. L'influence des spathes et de la taille du grain étudiées ci-dessous le montrent.

On peut penser que les différences de vitesse d'imbibition lors de la germination correspondent au même phénomène.

Les attaques de *Fusarium* peuvent provoquer un dessèchement du grain en

limitant l'alimentation en eau, mais il y a sans doute parallèlement un échaudage du grain, GAY (1977) l'estime à 20 p. 100, et un risque de verse.

Nous n'avons pas observé de relation entre la vitesse de dessèchement et le nombre de spathes, la longueur de l'épi, mais une corrélation significative avec la longueur du pédoncule ($r = 0{,}68^{**}$). Un pédoncule long est par ailleurs un élément défavorable pour la récolte mécanique (perte de grains).

Influence du poids du grain sur le dessèchement

Quelques résultats laissent penser que pour certaines séries d'hybrides (texture du grain comparable), le poids du grain est un élément important pour le dessèchement. Par exemple, dans l'essai F.A.O. 1977, pour la série des 5 variétés précoces (CP170 qui a un comportement particulier, sans doute à cause de sa sensibilité au *Fusarium* est exclu) la corrélation entre poids du grain et besoins en température pour atteindre 35 p. 100 d'eau dans le grain est $r = 0{,}99^{***}$. De même si l'on prend les trois hybrides cornés-dentés et les 5 hybrides dentés on obtient respectivement $r = 0{,}98^{***}$ et $r = 0{,}93^{**}$. D'autres résultats (DERIEUX et MONTALANT, 1978) permettent de penser que ces relations ne sont pas dues au hasard et qu'un travail de sélection dans ce sens pourrait donner des résultats.

Importance des spathes

Dans les courbes de croissance que nous avons établies en 1971 et en 1977, l'évolution des différents constituants de l'épi (fig. 3 et 4) nous montre que les spathes constituent des organes de stockage provisoire des réserves et se vident en fin de végétation au profit du grain de façon beaucoup plus importante que la rafle et le pédoncule.

Deux essais ont été réalisés en 1970 et 1971 en enlevant totalement ou partiellement (50 p. 100) les spathes une semaine ou un mois après floraison. On obtient les résultats du tableau II, en moyenne sur 2 variétés, 3 dates de récolte et 2 ans. Les récoltes portent sur 4 fois 4 plantes. Les coefficients de variations obtenus sont de l'ordre de 5 à 15 p. 100.

On peut gagner beaucoup de précocité en éliminant les spathes (jusqu'à 5 à 6 points). Il n'y a pas d'effet significatif sur le rendement sauf quand toutes

TABLEAU II

Effet de l'enlèvement des spathes sur le rendement et l'humidité du grain

	Récolte entre 35 et 40 % d'eau dans le grain		Récolte entre 30 et 35 % d'eau dans le grain	
	% Eau du grain	Rendement	% Eau du grain	Rendement
1 spathes enlevées totalement 10 j après floraison	33,7	72,3	26,5	73,7
2 spathes enlevées à 50 p. 100 10 j après floraison	36,4	77,8	29,2	82,7
3 spathes enlevées totalement 40 j après floraison		—	27,3	79,3
4 spathes enlevées à 50 p. 100 40 j après floraison		—	30,9	83,5
5 témoin moins feuille épi	38,1	77,8	32,2	82,6
6 témoin	38,9	76,8	32,7	82,0

les spathes sont enlevées à la floraison et cet effet s'accentue en cours de maturation (il passe de 6 à 10 p. 100).

Nous n'avons pas de mesures satisfaisantes de la surface des spathes, mais leur nombre est très variable. Parmi les 18 hybrides étudiés en 1971, il va de 8 à 17, mais sans corrélation avec la précocité (CRANE *et al.*, 1959), le dessèchement ou l'accumulation de matière sèche. Par contre une seule corrélation significative est obtenue : avec le rendement global. Il peut s'agir d'une liaison nombre de spathes-nombre de feuilles qui correspondent à « l'activité végétative » respective d'un bourgeon axillaire et de l'apex. Cette liaison est à étudier.

Conclusion

En suivant l'évolution du poids sec de la plante entière, il semble que la floraison se situe à peu près au niveau du point d'inflexion de la courbe ce qui confirmerait (HANWAY, 1963) que après la floraison la plante est moins efficace et que la mise en réserve dans le grain devient l'activité essentielle. CHASE (1964) a chiffré à 67 kg/ha le gain par jour supplémentaire de la phase semis-floraison.

Inversement de nombreux auteurs (DAYNARD *et al.*, 1971) estiment que la productivité en grains des hybrides est proportionnelle à la durée de la phase d'accumulation des réserves dans le grain. Cela confirme la liaison productivité-tardiveté. Pour augmenter la productivité, il faudrait allonger les 2 phases. Dans nos conditions, les années froides, 1972, 1974, 1977 ont montré qu'il était dangereux de retarder la floraison, mais qu'à floraison égale, certaines variétés pouvaient mûrir leur grain plus rapidement.

L'action des températures basses (températures nocturnes de l'ordre de 4 °C) en cours de maturation du grain paraît très importante. Elles bloquent la production de matière sèche par la plante mais laissent se poursuivre les phénomènes de transfert. Il semblerait aussi qu'elles causent le déclenchement des attaques de *Fusarium*. Une étude serait nécessaire pour préciser l'action des températures basses en particulier en fonction du stade d'évolutiou de la plante et du grain (par rapport au maximum de poids d'eau par exemple).

Reçu pour publication en septembre 1978.

Remerciements

Ce travail a bénéficié des mémoires ou D.E.A. réalisés par P. DESBONS (1971), Rozenn KERREST (1971), D. BELIM-KADEO (1972), F. M. WUILLÈME (1973), S. COUSIN (1977), P. BRIARD (1978).

Je remercie Y. BARRIÈRE, R. BONHOMME et C. VARLET-GRANCHET pour leurs conseils lors de la rédaction.

Summary

Maize adaptation to the climatic conditions of Northern France

The purpose of this study is to define the nature of Maize adaptation to the climatic conditions of northern France. These conditions are characterized by a long period of vegetation (about 180 days) but, in opposition with continental countries which are more favourable for Maize, with a long and cold spring and without high temperatures in summer.

A genetic variability must be display so that the breeder could increase earliness by modifying relationships between growth (productivity) and development (earliness). The difficulty

results from the negative correlation between earliness and productivity. Increasing earliness will probably decrease productivity, but perhaps not the practical and economical yield in our conditions.

This paper collects the results of several trials made in Versailles and in Péronne (Somme) between 1970 and 1977.

The growth of whole plant has been studied in 1970 and 1977. It is possible to compare these two years and also to compare morphological composition, dry matter content and espacially evolution of dry weight and productivity, of early to late hybrids. For example, a late hybrid (W64A × F546) produces 10 p. 100 more than an earlier one (W629A × F2), even when temperature is the limiting factor.

The study of development leads to distinguish 3 parts during the life of plant: vegetative period before apex differentiation, reproductive period between apex differentiation and flowering and grain filling period after silking. It seems that the main part of differences in earliness are obtained before flowering and even before differentiation (5 to 7 visible leaves). The development is closely linked with sums of temperatures. It is proposed to use for definition of earliness two indexes, one from sowing to flowering, and a second from flowering to 35 p. 100 water in grain. These indexes could be the temperature requirements.

The most important factor for adaptation of Maize is the tolerance to cold temperatures in spring. It depends on seed quality, developmental earliness, root system and ability for plant to get energy from its own photosynthesis. The more critical stage seems to take place between non photosynthetic and photosynthetic periods. Temperatures of 10 °C and 15 °C applied to root system involve a growth difference between dent and flint single crosses. In may and june mean soil temperatures are 16,2 °C and 19,2 °C, about 3,4 °C higher than air temperatures.

Number of leaves changes from 14 to 16 with earliness but setting up of leaves requires about the same amount of degree-days. Inbred lines have nearly the same number of leaves than hybrids but leaf area is very different. Defoliation experiments shows the effect of each leaf. First leaves are not very important. On the other hand each leaf removed above the ear after flowering induces a significant decrease of kernel weight.

In our conditions, Maize culture needs high densities: 80 to 90 000 plants per hectare for, grain production. The main yield factor is the number of kernels by ear. The yield potential is therefore determined very early in the plant life.

The maturation is studied with regard to grain filling, water weight evolution and drying of grain which depends both on grain filling and weight of water. Maximum dry matter weight of grain and percentage of water in grain are two tests of maturity. These components advance separately but are closely linked with temperatures. The weight of water goes through a maximum, earlier for dent hybrids than for flint ones. This maximum seems to take place when the production of the plant is stopping. The maturation of grain and of the whole plant is usually due to injuries: frost or cold night temperatures and stalk-rot (*Fusarium*). Drying of grain induces the harvest often around 38 p. 100 to 40 p. 100 of water in grain. The drying is faster for dent kernel. The mechanical effect of husks on drying is important.

Références bibliographiques

ALDRICH S. R., SCOTT W. O. and LENG E. R., 1975. *Modern Corn Production.* 2e Ed. A et L Publications Ed. 378 p.

AITKEN Yvonne, 1976. Non-destructive method for estimation of tassel initiation in Maize (*Zea mays* L.). *J. Aust. Inst. agric. Sci.*, **42**, 65-66.

BALDY Ch., 1973. (Communication personnelle.)

BARLOY J., 1972. *Appréciation de la qualité des semences de Maïs.* Groupe d'étude Qualité des semences, I.N.R.A.-A.G.P.M., Broch., 24 février 1972.

BARLOY J. et A. CHEROUVRIER, 1976. Contribution écophysiologique relative au Maïs et conditions d'emploi de ces connaissances à la détection d'effets climatiques in *Les bocages : Histoire, écologie, économie.* Table ronde C.N.R.S. « *Ecosystèmes bocagers* », Rennes, 5-7 juillet 1976, Paris, I.N.R.A., 269-274.

BEAUCHAMP E. G. et LATHWELL D. S., 1966. Effect of root zone temperature on corn leaf morphology. *Can. J. Plant. Sci.*, **46** (6), 593-601.

BELIM KADEO D., 1972. *Influence des températures basses sur la croissance des racines et la vigueur au départ chez le Maïs.* D.E.A. Amélioration des Plantes Orsay - C.N.R.A. Versailles, 35 p.

BERTIN Ch., PANOUILLE A., RAUTOU S., 1976. Obtention de variétés de Maïs prolifiques en épis, productives en grains et à large adaptation écologique. *Ann. Amélior. Plantes*, **26** (3), 387-418.

BLOC D. et GOUET J. P., 1978. Influence des sommes de température sur la floraison et la maturité du Maïs. *Ann. Amélior. Plantes*, **28** (1), 89-112.

BLONDON F. et GALLAIS A., 1976. Influence de la température, de la valeur de l'éclairement et de la photopériode sur le développement floral de quatre génotypes de Maïs. *Ann. Amélior. Plantes*, **26** (2), 195-213.

BONNETT O. T., 1953. Developmental morphology of the vegetative and floral shoots of Maize. *Ill. agr. expt. Sta. Bull.*, 568, 47 p.

BROCHET P., GERBIER N. et BÉDEL J., 1974. Approche agrométéorologique d'une estimation des rendements du Maïs et de la betterave sucrière. *La Météorologie*, **30**, 17-30.

BROUWER R., 1962. Influence of temperature of the root medium on the growth of seedlings of various crop plants. *Jaarb. Inst. Biol. Onderz. Meded.*, 175-195, 11-18.

BROUWER R., 1963. Some physiological aspects of the influence of growth factors in the root medium on growth and dry matter production. *Jaarb. Inst. biol. Onderz. Meded.*, 212-219, 11-30.

BROWN D. M., 1972. *Heat units for corn in southern Ontario.* Ontario Department of Agriculture and Food, Brochure, 7 p.

CAUDERON A., 1958. Les Maïs hybrides en France. Étude de la précocité. *Ann. Amélior. Plantes*, **8** (3), 273-289.

CHARTIER Ph. et BETHENOD O., 1977. La productivité primaire de la feuille. In A. MOYSE *et al. Les processus de la production végétale primaire.* Gauthier-Villars, Paris, 77-112.

CHAUSSAT R. et LE DEUNFF Y., 1975. La prédétermination physiologique des semences. In « *La germination des semences* » CHAUSSAT R., LE DEUNFF Y. (Éd.), Gauthier-Villars, 219-232.

CHASE S. S., 1964. Relation of yield and number of days from planting to flowering in early maturity maize hybrids of equivalent grain moisture at harvest. *Crop Sci.*, **4**, 111-112.

CHÉROUVRIER A., 1977. *Contribution à la connaissance éco-physiologique du Maïs sous climat atlantique.* Lab. Écol. Thèse Univ. Rennes.

COOPER C. S. et Mac DONALD P. W., 1970. Energetics of early seedling growth in corn (*Zea mays* L.), *Crop Sci.*, **10** (2), 136-139.

COPPENET M., 1974. Intérêt de la localisation d'un engrais starter. *Rapport à la Commission départementale Maïs. Chambre d'Agriculture du Finistère.* Ronéo 3 p.

CRANE P. L., MILES S. R. and NEWMAN J. E., 1959. Factors associated with varietal difference in rate of field drying in corn. *Agron. J.*, **51**, 318-320.

CROSS H. Z. et ZUBER M. S., 1972. Prediction of flowering dates in maize based on different methods of estimating thermal units. *Agron. J.*, **64** (3), 351-355.

DAYNARD T. B., TANNER J. W. and DUNCAN W. G., 1971. Duration of the grain filling period and its relation to grain yield in corn, *Zea mays* L. *Crop Sci.*, **11**, 45-47.

DAYNARD T. B., 1972. Relationships among black-layer formation, grain moisture percentage and heat units accumulation in Corn. *Agron. J.* **64** (6), 716-719.

DERIEUX M., KERREST Rozenn, MONTALANT Y., 1973. Étude de la variabilité génétique de la surface foliaire et de l'activité photosynthétique chez quelques hybrides de Maïs. *Ann.Amélior. Plantes*, **23** (2), 95-107.

DERIEUX M., 1975. La précocité du Maïs. *8e Congrès intern. Sect. Maïs Sorgho Eucarpia*, Versailles, 15-17 sept. 1975, 59-83.

DERIEUX M. et MONTALANT Y., 1978. Résultats d'un cycle de sélection généalogique pour la teneur en protéines du grain de Maïs. *Ann. Amélior. Plantes*, **28** (4).

DERIEUX M., 1978. *Rapport d'activité et programme du 4e groupe de travail sur la révision et la redéfinition des indices F.A.O. de maturité du Maïs.* Consultation sur le Réseau Coopératif Européen du Maïs. Paris 20-23 mars 1978. 6 p.

DESBONS P., 1971. *Évolution du grain et précocité chez le Maïs.* Mémoire de fin d'Études Purpan, 47 p.

DUNCAN E. R. et THOMPSON H. E., 1962. Calendarized row-crop production. *Iowa Farm Science*, **16**, 175-177.

DUNCAN W. G. et HESKETH J. D., 1968. Net photosynthetic rates, relative leaf growth rates and leaf numbers of 22 races of Maize grown at eight temperatures. *Crop Sci.*, **8** (6), 670-674.

DUNCAN W. G., DAVIS D. R. et CHAPMAN W. H., 1973. Development temperatures in corn. *Crop Soil Sci. Soc. Florida Pric.*, **32**, 59-63.

DURAND R., 1969. Signification et portée des sommes de température. *Bull. techn. Inform.*, 238, 185-190.

DURAND R., 1978. (Communication personnelle).

EIK K. et HANWAY J. J., 1965. Some factors affecting development and longevity of leaves of corn. *Agron. J.*, **57** (1), 7-12.

EIK K. et HANWAY J. J., 1966. Leaf area in relation to yield of corn grain. *Agron. J.*, **58** (1), 16-18.

FOARE Ch. et DAVID S., 1975. Semences de Maïs. *Cultivar*, n° spécial Maïs, **76**, 25-29.

FOUSOVA S. et AVRATOVSCUKOVA N., 1967. Hybrid vigour and photosynthetic rate of leaf disks in *Zea mays* L. *Photosynthetica*, **1** (1-2), 3-12.

FROHLICH W. G., POLLMER W. G. et KLEIN D., 1977. Performance of upright-leaves liguleless 2 and liguleless 3 maize hybrids adapted to central european climatic conditions. *Z. Pflanzenzuchtg.*, **79** (2), 125-144.

GAY J. P., 1977. La pourriture des tiges. Brochure A.G.P.M., 66 p.

GAY J. P. et MÉNÉTRIER Marie-Andrée, 1977. *Morphogénèse des organes reproducteurs chez le Maïs. Échelle de notation des stades.* Brochure A.G.P.M.-I.T.C.F., 37 p.

GESLIN H., 1944. *Étude des lois de croissance d'une plante en fonction des facteurs du climat. (Température et radiation solaire.) Contribution à l'étude du climat du blé.* Thèse Fac. Sci. Paris, 116 p.

GILMORE E. C. et ROGERS J. S., 1958. Heat units as a method of measuring maturity in corn. *Agron. J.*, **50**, 611-615.

HALLAUER A. R. et RUSSEL W. A., 1961. Effects of selected weather factors on grain moisture reduction from silking to physiologic maturity in corn. *Agron. J.*, **53**, 225-229.

HANSON W. D., 1971. Selection for differential productivity among juvenile maize plants: associated net photosynthetic rate and leaf area changes. *Crop Sci.*, **11** (3), 334-339.

HANWAY J. J., 1963. Growth stages of corn (*Zea mays* L.). *Agron. J.*, **55**, 487-492.

HELM J. L. et ZUBER M. S., 1969. Pericarp thickness of dent corn hybrid lines. *Crop Sci.*, **9** (6), 803-804.

HICKS D. R. et CROOKSTON R. K., 1976. Defoliation boosts corn yield. *Crops Soils Magazine.* Dec. 1976, 12-13.

HILLSON M. R. et PENNY L. H., 1965. Dry matter accumulation and moisture loss during maturation of corn grain. *Agron. J.*, **57**, 150-153.

HUNTER R. B. *et al.*, 1969. Effect of tassel removal on grain yield of corn. (*Zea mays* L.). *Crop Sci.*, **9** (4), 405-406.

HUNTER R. B. et KANNENBERG L. W., 1972. Effects of seed size on emergence, grain yield, and plant height in corn. *Canad. J. Plant Sci.*, **52** (2), 252-256.

KIESSELBACH T. A., 1949. The structure and reproduction of corn. *Nebr. agr. exp. Sta. Res. Bull.*, 161, 1-96.

MESSIAEN C. M., 1963. *Physiologie du développement chez* Zea mays. Thèse Fac. Sci. Univ. Aix-Marseille, 94 p.

MOCK J. J. et EBERHART S. A., 1972. Cold tolerance in adapted Maize populations. *Crop Sci.*, **12** (4), 466-469.

MOCK J. J. et SKRDLA W. H., 1978. Evaluation of Maize plant introductions for cold tolerance. *Euphytica*, **27** (1), 27-32.

PURDY J. L. et CRANE P. L., 1967. Influence of pericarp on differential drying rate in « mature » corn (*Zea mays* L.). *Crop Sci.*, **7**, 379-381.

SHAW R. H. et THOM H. C. S., 1951. On the phenology of field corn, the vegetative period. *Agron. J.*, **43**, 9-15.

SHAW R. H. et THOM H. C. S., 1951. On the phenology of field corn, silking to maturity. *Agron. J.*, **43**, 541-546.

SUTTON L. M. et STUCKER R. E., 1974. Growing degree days to black layer compared to Minnesota relative maturity rating of corn hybrids. *Crop Sci.*, **14** (3), 408-412.

TOLLENAAR M. et DAYNARD T. B., 1978. Kernel growth and development at two positions on the ear of maize (*Zea mays*). *Can. J. Plant Sci.*, **58**, 189-197.

VARLET GRANCHET C. et BONHOMME R., 1979. Application aux couverts végétaux des lois de rayonnement en milieu diffusant. II. Étude de l'interception de l'énergie solaire par une culture. *Ann. Agron.* (sous presse).

WHALLEY R. D. B., Mac KELL C. M. and GREEN L. R., 1966. Seedling vigor and the early non photosynthetic stage of seedling growth in grasses. *Crop. Sci.*, **6**, 147-150.

WUILLEME F. M., 1973. *La vigueur au départ chez le Maïs. Influence de la température basse sur la croissance de la jeune plante.* Mémoire de fin d'Études. D.E.A. Amélioration des Plantes E.N.S.A.-Rennes. Station de Génétique et d'Amélioration des Plantes C.N.R.A.-Versailles 54 p.

Ann. Amélior. Plantes, 1978, **28** (5), 567-577.

Essai de taxonomie d'une espèce adventice annuelle : *Polygonum aviculare* s.l.

J. GASQUEZ, J.-P. COMPOINT, G. BARRALIS, R. CHADOEUF et J.-P. LONCHAMP

Laboratoire de Malherbologie, I.N.R.A.
Centre de Recherches de Dijon
BV 1540, 21034 Dijon Cedex

Résumé

Dans le cadre d'une étude sur la dynamique des mauvaises herbes annuelles, les auteurs ont abordé la taxonomie de *Polygonum aviculare* s.l. dans des parcelles de grande culture. Plusieurs unités ont pu être reconnues coexistant dans les mêmes stations : *P. arenastrum*, *P. rurivagum* et *P. aviculare*. Chez cette dernière espèce, plusieurs types morphologiques ont été individualisés. Toutes ces unités ont été comparées par des observations caryologiques et des études biochimiques portant sur la séparation des flavonoïdes des feuilles, des protéines et des isoenzymes séminales et des isoenzymes foliaires. Enfin, le comportement de tous les types décrits vis-à-vis d'herbicides à absorption foliaire a été observé. Les auteurs discutent la valeur systématique à accorder aux différentes unités décrites.

Introduction

Dans le but d'étudier la dynamique des différentes mauvaises herbes et des phytocénoses qu'elles constituent, nous avons, dans un premier temps, abordé la taxonomie de quelques-unes des espèces importantes. En effet, il s'avère que la plupart d'entre elles restent très mal définies en termes de génétique des populations, d'autant plus que, croissant dans des milieux très fluctuants, elles sont soumises à une pression de sélection qui tend à faire fortement évoluer les différentes populations.

Ainsi, *Polygonum aviculare* s.l. qui est une mauvaise herbe très répandue dans un grand nombre de milieux et dans toutes les zones tempérées, est extrêmement polymorphe. Ce polymorphisme morphologique, même entre les individus d'une même station, et une systématique assez difficile à appliquer nous ont amenés à confronter les résultats de plusieurs méthodes. Ceux-ci devraient nous permettre de définir la valeur systématique des différents types morphologiques en essayant de les faire correspondre à des entités biologiques.

Nous avons ainsi comparé tous les types morphologiques pour éprouver leur individualité génétique par des observations caryologiques, des études biochimiques largement utilisées en taxonomie végétale, fondées sur la séparation des flavonoïdes des feuilles (HEGNAUER, 1967), de protéines et d'isoenzymes de semences (AURIAU, 1976) et d'isoenzymes de feuilles (SCANDALIOS, 1969). Ceci nous a permis, d'une part, de caractériser des unités et, d'autre part, de montrer la variabilité de certaines d'entre elles. En dernier ressort nous les avons comparées par leur comportement vis-à-vis des mêmes herbicides. En effet, d'un point de vue strictement malherbologique, il est important de savoir reconnaître, à l'intérieur des espèces linnéennes, non seulement des types morphologiques, mais surtout des groupes d'individus réagissant différemment aux herbicides utilisés régulièrement dans la région.

I. — Historique systématique

En ce qui concerne la France, FOURNIER, dans les Quatre Flores de France (1961), ne distingue que quatre variétés chez les *Polygonum aviculare* non littoraux, en revanche, dans la flore complétive de la plaine française (1927), il décrit dix-sept unités, dont sept figuraient déjà parmi les onze retenues par ROUY (1910) qui lui-même avait repris huit espèces des dix décrites, pour la plupart, pour la première fois par JORDAN dans la Flore du Centre de la France (BOREAU, 1857). Dans la flore du C.N.R.S. (GUINOCHET-VILMORIN, 1973) les auteurs, bien que conscients de l'existence de plusieurs types, ne font pas de distinction et considèrent (comme COSTE, 1910) que cette espèce est très polymorphe.

En revanche, dans Flora Europaea (1964) *Polygonum aviculare* s.l. est subdivisé en quatre espèces distinctes : *P. aviculare* L., *P. rurivagum* JORD., *P. arenastrum* BOREAU et *P. boreale* (Lange) SMALL, dont seules les trois premières sont citées en France. Cette conception correspond assez bien à celle de STYLES qui, dans une mise au point sur le groupe *P. aviculare* et les espèces affines (1962) a, sur la base d'études caryologiques et morphologiques, retenu pour l'Angleterre quatre espèces non littorales dont trois existent en France :

- *P. arenastrum* à $2n = 40$ forme un tapis dense. Les feuilles elliptiques, petites, sont de taille à peu près équivalente sur les rameaux primaires et secondaires. Les segments du périanthe sont soudés sur la moitié de leur longueur. Le fruit, dépassant à peine du périanthe, présente deux faces convexes et une face étroite et concave.

- *P. aviculare* à $2n = 60$ est hétérophylle surtout quand elle est jeune. Les feuilles sont lancéolées, celles des tiges principales sont deux à trois fois plus longues que les autres. Les segments du périanthe sont soudés seulement à la base. Le fruit, presque toujours inclus dans le périanthe, présente trois faces concaves à peu près égales.

- *P. rurivagum* à $2n = 60$ est une plante très fine et hétérophylle. Les feuilles sont linéaires, lancéolées et aiguës. Les segments du périanthe étroits et courts ne se recouvrent pas. Le fruit dégagé du périanthe présente trois faces concaves à peu près de même taille.

La très large répartition et la très grande abondance de cette espèce linnéenne (ROUY, 1910) pourraient être à l'origine des nombreuses synonymies et variétés décrites par les différents auteurs.

A l'aide des clés de Flora Europaea (1964) et de STYLES (1962) nous avons pu reconnaître tous les taxons décrits, mais un certain nombre de types morphologiques a résisté à la détermination : par exemple des individus hétérophylles à feuilles obovales plus ou moins pétiolées (Av : 3) ou à feuilles lancéolées (Av. : *t.* 1, 2) avec les caractères du fruit de *P. arenastrum*. Nous avons donc cherché à répertorier les différentes unités existantes et à définir les rapports qui peuvent exister entre elles.

II. — Matériel et méthodes

Les échantillons des différents *Polygonum* ont été prélevés dans trois stations de Côte d'Or (Tabl. 1).

Les semences utilisées proviennent de la culture au jardin expérimental des individus récoltés dans les stations d'origine. Ceux qui ont fourni les extraits foliaires sont issus de ces semences et se sont développés en serre.

TABLEAU 1

Caractéristiques des stations d'origine

(L. : sol limoneux; A : sol argileux; O : pas de calcaire; + : des traces de calcaire; +++ : sol et pierrailles calcaires; + : présence de l'espèce dans la station)

	pH	TYPE de sol	Calcaire	Culture	*Polygonum arenastrum*	*Polygonum aviculare*				*Polygonum rurivagum*
						t	1	2	3	
Bagnot . . .	5	L	o	Orge	+	+		+		+
Bretenières. .	7	A	+	Betterave	+	+	+	+	+	+
Hauteville . .	8	L + pierrailles	+++	Orge	+	+	+		+	+

Les comptages chromosomiques ont été effectués sur des extrémités racinaires prétraitées une heure et demie à l'α-chloronaphtalène et colorées par la coloration de FEULGEN.

Toutes les études biochimiques ont porté sur des individus de même âge, placés dans les mêmes conditions de milieu.

Les flavonoïdes ont été obtenus à partir de 5 g de feuilles fraîches broyées au mortier à 2 °C et bouillies d'abord pendant deux heures dans 200 ml d'éthanol, puis pendant deux heures dans 200 ml d'éthanol — eau (50-50). Après concentration à 10 ml, 180 µl de chaque extrait sont séparés en chromatographie bidimensionnelle sur papier Whatman 1 dans un mélange butanol-acide acétique-eau (4-1-5) puis dans de l'acide acétique à 15 p. 100. La révélation des taches a lieu en lumière U.V. avec et sans vapeurs ammoniacales (GASQUEZ, 1971).

Les protéines solubles sont obtenues à partir d'un g de semences décortiquées et broyées au broyeur à billes pendant 90 s; 500 mg de farine sont extraits à 2 °C

pendant une demi-heure dans 750 µl de tampon Tris HCL 0,1 M, pH 8, contenant 0,2 p. 100 de mercaptoéthanol et 100 mg de Polyclar. Après centrifugation et électrophorèse, les protéines ont été colorées et révélées selon une technique déjà utilisée (GASQUEZ et COMPOINT, 1976).

500 mg de feuilles fraîches ont été broyés à 2 °C dans 750 µl de tampon Tris HCL 0,1 M, pH 7,5, contenant 0,25 p. 100 de thioglycolate de sodium, 0,5 p. 100 de polyéthylène glycol et 20 p. 100 de polyvinylpyrrolidone insoluble. Les techniques de migration et de révélation des enzymes que nous avons employées ont déjà été décrites précédemment (GASQUEZ et COMPOINT, 1977). Dans les extraits séminaux et foliaires, nous avons caractérisé les estérases α et β, les phosphatases acides et les malates déshydrogénases.

Des plantules de serre, au stade 3-4 feuilles de tous les échantillons récoltés ont été traitées avec deux herbicides de post-levée généralement utilisés dans les céréales : une association de mécoprop et dicamba pour le blé d'hiver (Quinorexone SP) et un mélange de bromoxynil, ioxynil et mécoprop (Oxytril M) pour l'orge. Les doses utilisées correspondent au quart de la dose (1 l/ha) et à la demi-dose normale (2 l/ha). Les notations sont faites par l'estimation du pourcentage d'individus survivants par rapport au témoin.

III. — Résultats

1. — *Caryologie*

Dans le groupe d'espèces non littorales de *P. aviculare* s.l., les données bibliographiques récentes (STYLES, 1962) rapportent l'existence de deux niveaux de ploïdie : $2n = 40$ pour *P. arenastrum* et $2n = 60$ pour *P. aviculare* et *P. rurivagum*. Nos observations sont en accord avec les résultats précédents. Cependant, dans nos comptages, seuls les individus de *P. rurivagum* sont à $2n = 60$, tous les autres individus hétérophylles que nous avons étudiés sont à $2n = 40$. Ce dernier point est en désaccord avec les données de STYLES, mais pourrait confirmer les résultats de LÖVE et LÖVE en 1942 dans la mesure où leurs échantillons étaient bien hétérophylles.

Comme la majorité des comptages à $2n = 60$ pour *P. aviculare* portent sur des populations plus septentrionales que les nôtres, nous nous proposons de vérifier nos résultats sur d'autres origines pour nous assurer que nos comptages à $2n = 40$ ne sont pas fortuits.

2. — *Flavonoïdes des feuilles*

Depuis longtemps les flavonoïdes ont été utilisés en taxonomie (GORENFLOT et BOURDU, 1963) et plus récemment aux niveaux spécifiques et subspécifiques (GONNET, 1974). C'est pourquoi nous avons cherché à utiliser ces composés comme des caractères diagnostiques chez une espèce dont les propriétés médicinales reposent notamment sur des flavonoïdes particuliers (aviculairosides).

La figure 1 montre la totalité des taches obtenues dans tous les échantillons. Sur 33 taches, 11 sont communes à tous les extraits; sur le tableau 2, apparaissent les 22 taches différentielles. Ainsi, *P. arenastrum* possède 6 taches différentielles dont 1 seule est caractéristique; sur les 11 taches que l'on peut compter chez

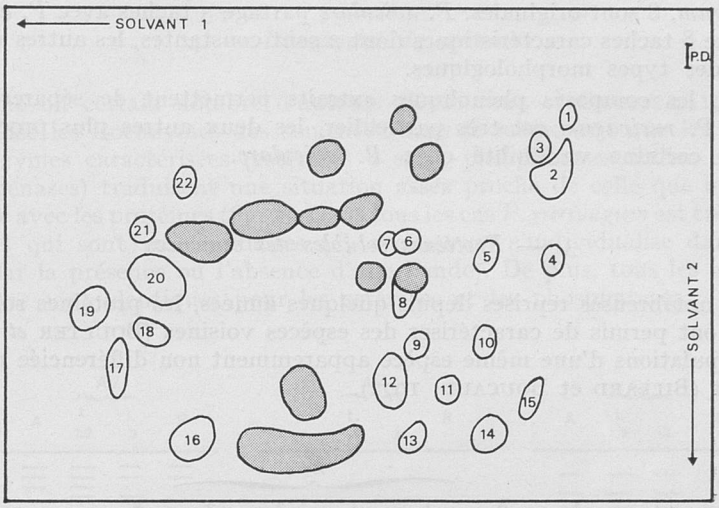


FIG. 1. — *Chromatogramme synthétique de toutes les taches observées*
Les taches grisées sont communes à tous les échantillons

TABLEAU 2

Tableau comparatif des taches différentielles
(A : *P. arenastrum*; R : *P. rurivagum*; Av : *P. aviculare*)

N° des taches	A	Av				R
		t	1	2	3	
10	+	+	+	+	+	+
5	+	+	+	+	+	
4	+	+	+	+	+	
20	+					+
21	+					+
9	+					
12		+	+	+	+	
13		+	+	+	+	
19		+	+	+		
15		+				
18			+			
16				+		
14				+	+	
8					+	
1						+
2						+
3						+
22						+
17						+
7						+
6						+
11						+

P. rurivagum, 8 sont originales. *P. aviculare* partage 3 taches avec *P. arenastrum* et présente 8 taches caractéristiques dont 2 sont constantes, les autres variant en fonction des types morphologiques.

Ainsi, les composés phénoliques extraits permettent de séparer les trois espèces : *P. rurivagum* est très particulier, les deux autres plus proches, mais avec une certaine variabilité chez *P. aviculare*.

3. — *Protéines solubles des semences*

A de nombreuses reprises depuis quelques années, les protéines solubles des semences ont permis de caractériser des espèces voisines (Boulter *et al.*, 1966) ou des populations d'une même espèce apparemment non différenciée morphologiquement (Billard et Boucaud, 1971).

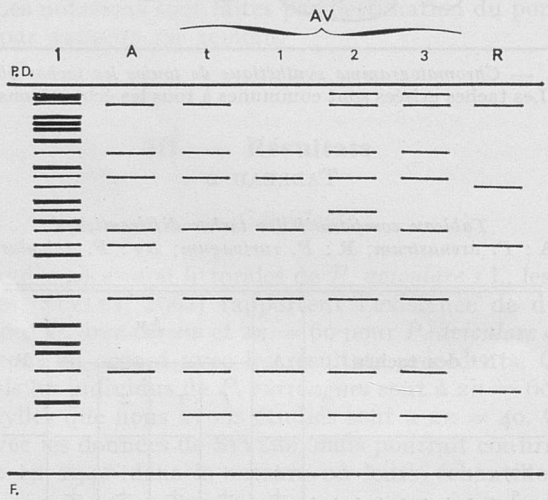


Fig. 2. — *Protéinogramme des protéines séminales solubles*

1. Protéinogramme synthétique
A : *P. arenastrum*
Av : *P. aviculare*
t : *P. aviculare* typique
1, 2, 3 : types morphologiques différents
R : *P. rurivagum*
P.D. : point de départ de l'échantillon
F : front de migration

Les extraits de semences de tous les échantillons nous ont fourni 26 bandes protéiques, dont 14 sont communes. Parmi les 12 bandes différentielles (fig. 2) on peut remarquer 5 bandes que partagent *P. arenastrum* et *P. aviculare* et 1 bande caractéristique de tous les extraits de *P. aviculare*. De plus, deux bandes sont propres à *P. rurivagum*. Si tous les types de *P. aviculare* sont différents, ces différences sont faibles et ne concernent que 3 bandes sur 9 présentes chez tous les types.

4. — *Isoenzymes de semences*

Comme un certain nombre d'auteurs (KOBREHEL et GAUTIER, 1974), nous avons utilisé les isoenzymes des semences dans le même but que les protéines. Les isoenzymes caractérisées (estérases α et β, phosphatases acides et malates déshydrogénases) traduisent une situation assez proche de celle que nous avons rencontrée avec les protéines (fig. 3). Dans tous les cas *P. rurivagum* est très différent des autres qui sont très similaires (*P. arenastrum* s'individualise dans chaque enzyme par la présence ou l'absence d'une bande). De plus, tous les extraits de *P. aviculare* sont identiques pour les estérases et les phosphatases.

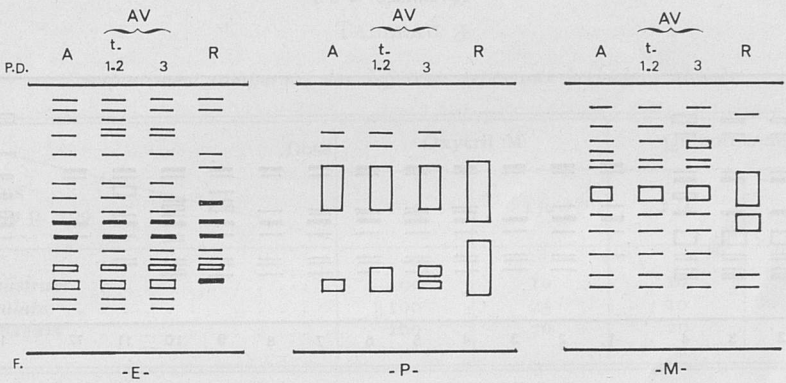


FIG. 3. — *Zymogrammes des isoenzymes séminales* (cf. fig. 2)

E : Estérases α et β
P : Phosphatases acides
M : Malates déshydrogénases

5. — *Isoenzymes foliaires*

Les caractères biochimiques observés sur des échantillons constitués par des ensembles d'individus montrent l'existence de trois unités peu (*P. aviculare*) ou pas variables (*P. arenastrum* et *P. rurivagum*). Les systèmes isoenzymatiques étudiés individu par individu sont des caractères encore plus discriminants pour étudier la variabilité de chaque type. De nombreux auteurs ont utilisé les isoenzymes foliaires pour étudier la structure de populations d'origine différente (MARSHALL et ALLARD, 1970), c'est pourquoi, comme nous l'avons déjà fait (GASQUEZ et COMPOINT, 1977), nous avons utilisé simultanément trois systèmes enzymatiques pour multiplier le nombre des caractères.

Sur les feuilles d'une dizaine d'individus de tous les types morphologiques de chaque espèce, nous avons observé les estérases, les phosphatases acides et les malates déshydrogénases. Dans chaque enzyme, en plus de plusieurs bandes communes, chaque espèce linnéenne possède au moins une bande qui lui est propre (fig. 4); de plus, elle présente des variations liées à la présence ou à l'absence d'autres bandes. Ceci nous a permis de reconnaître 4 types biochimiques parmi les individus

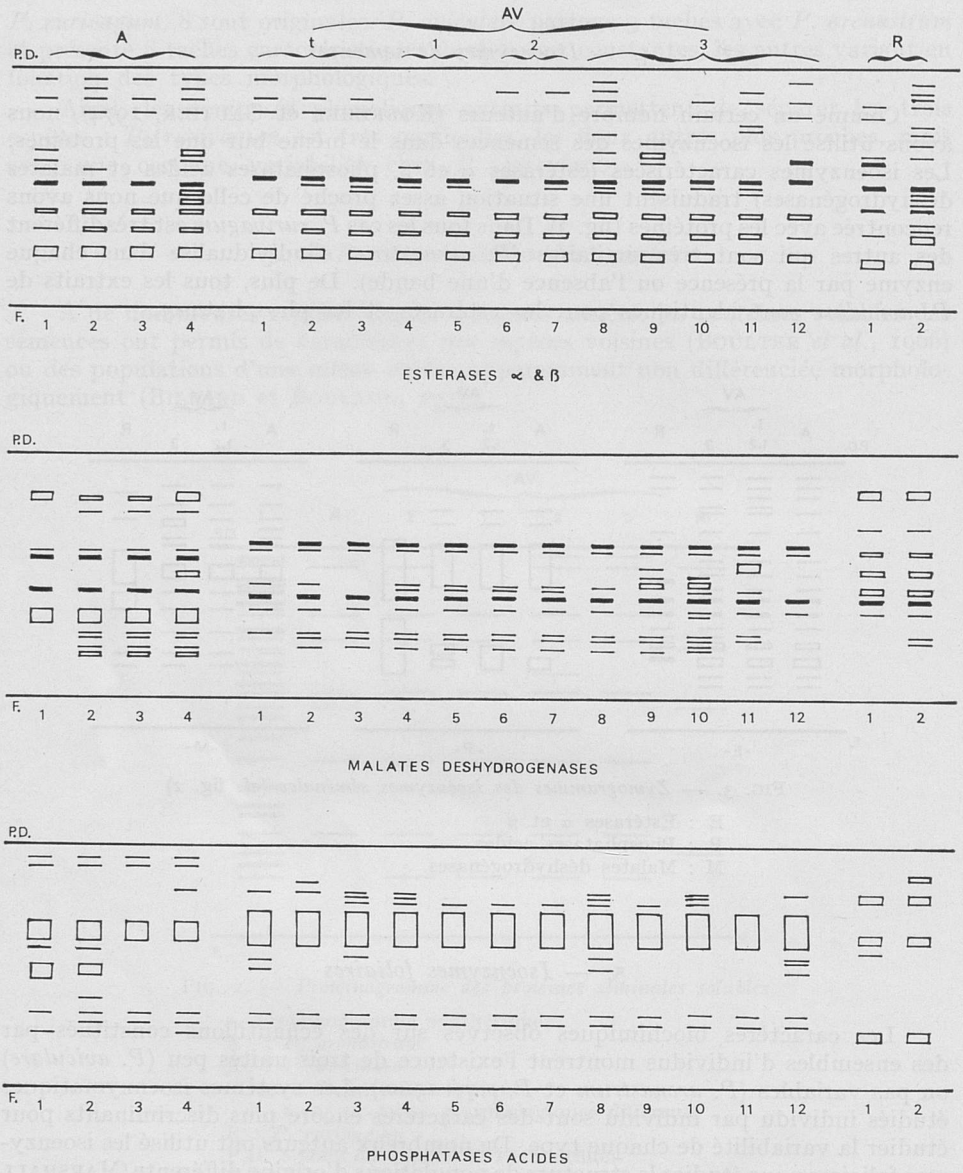


FIG. 4. — *Zymogrammes des isoenzymes foliaires* (cf. fig. 2)

de *P. arenatrum* fondés sur la présence de 4 zymogrammes de chaque enzyme, 2 types de *P. rurivagum* à partir de 2 zymogrammes. Par opposition, nous avons observé 12 types de *P. aviculare* liés à la présence de 12 zymogrammes d'estérases (seulement 8 de malates déshydrogénases et 8 de phosphatases acides). Cependant, malgré cette variabilité, il semble se dégager deux groupes liés à l'existence d'individus à feuilles lancéolées (Av. : *t*, 1, 2,) et d'individus à feuilles obovales (Av. : 3).

6. — *Réaction aux herbicides*

Comme nous l'avons déjà observé (Gasquez *et al.*, 1976; Barralis *et al.*, 1978), tous les individus de *P. aviculare* s.l. ne se comportent pas de la même façon vis-à-vis d'un herbicide à absorption foliaire. Nous avons cherché à savoir si chaque unité systématique et, en particulier, le type à feuilles obovales s'individualisait par son comportement.

Dans tous les échantillons, la plupart des individus présentent des symptômes, mais ceux-ci disparaissent très rapidement chez les individus considérés comme résistants. Les deux produits agissent de la même façon, le quinorexone étant plus toxique (tabl. 3). Avec l'oxytril à dose forte, la quasi-totalité des individus

Tableau 3

Comportement comparatif des différents types aux herbicides utilisés

Dose / Individus résistants p. 100	Oxytril M		Quinorexone SP	
	1/4	1/2	1/4	1/2
P. arenastrum	90	10	10	0
P. aviculare	100	25	10	0
P. rurivagum	100	70	20	0

de *P. arenastrum* sont détruits en quelques jours; à l'opposé, plus de 50 p. 100 des individus de *P. rurivagum*, malgré quelques symptômes passagers, reprennent une croissance normale une semaine après le traitement. Pour *P. aviculare*, seulement 25 p. 100 des individus reprennent une croissance normale après deux semaines; les individus à feuilles obovales étant plus vigoureux que les individus à feuilles lancéolées.

IV. — Conclusion

Nous avons observé, coexistant dans quelques stations, plusieurs types morphologiques différents qui correspondent à plusieurs unités reconnues en Europe septentrionale : *P. arenastrum*, *P. aviculare* et *P. rurivagum*. Comme le montre Styles (1962) les deux premiers croissent souvent ensemble dans tous les types de sol, cependant, contrairement à ce qui se passe en Grande-Bretagne, nous avons récolté *P. rurivagum* aussi bien dans les sols acides que basiques.

Nos observations caryologiques confirment les comptages de cet auteur, mais nous devons vérifier sur un plus grand nombre de populations les valeurs que nous avons trouvées pour *P. aviculare* ($2n = 40$ au lieu de $2n = 60$).

L'étude simultanée d'un grand nombre de caractères biochimiques nous a confirmé une grande différence entre les unités déjà reconnues. L'observation

des isoenzymes foliaires a confirmé l'existence d'une grande variabilité intra-spécifique déjà signalée par STYLES, mais nous a amené à considérer que parmi les différents types de plantes hétérophylles, les individus à feuilles obovales, plus robustes, semblent s'individualiser des autres; de plus, ils présentent un comportement différent vis-à-vis des herbicides utilisés. On pourrait penser qu'ils correspondent à *P. aviculare* (race) *monspeliense* (Pers.) ROUY tel qu'il est décrit dans ROUY (1910) et FOURNIER (1928), bien que STYLES considère que ce binôme est synonyme de *P. aviculare*.

Les différences de comportement de chaque type aux herbicides nous amènent à les considérer comme des entités présentant un certain intérêt malherbologique. Aussi nous proposons nous d'étudier, non seulement les différents nombres de chromosomes, mais encore la répartition de tous ces taxons dans la région en fonction des types de sols; de plus nous envisageons de noter, en fonction des facteurs écologiques et phytotechniques, la fréquence de chaque unité quand elles coexistent dans la même station.

Cependant, au moins parmi les individus de même niveau de ploïdie, la coexistence dans les mêmes stations pose le problème de la réalité génétique de ces unités systématiques. En effet, tant qu'on ignore le mode de reproduction dans les conditions naturelles, on ne peut rien conclure sur l'importance de la différenciation. Il est vraisemblable que, pour *P. aviculare* s.l., dans les conditions de culture actuelles (désherbage chimique), la densité soit telle que chaque individu s'autoféconde à peu près systématiquement. Cet état de fait va tendre à favoriser des lignées d'autofécondation s'individualisant plus ou moins les unes des autres; ceci pourrait expliquer la grande variété morphologique et biochimique des populations de *P. aviculare* s.l.

Reçu pour publication en juillet 1978.

Summary

Trends in annual weed taxonomy : Polygonum aviculare *s.l.*

In the framework of a study about the dynamics of annual weeds, the writers approached the taxonomy of different populations of *Polygonum aviculare* s.l. growing only in fields.

Three species growing together in the same stations were recognized from morphological characters: *P. arenastrum* BOR., *P. aviculare* L., *P. rurivagum* JORD. Nevertheless certain morphological types do not agree with any species.

Caryological studies on root tips showed $2n = 40$ for *P. arenastrum* and *P. aviculare*, and $2n = 60$ for *P. rurivagum*. These data do not agree with STYLES's reports (1962) : he found always $2n = 60$ for *P. aviculare*.

On plants grown in controlled conditions, the bidimensional separation of foliar flavonoids, the comparison of seminal soluble proteins and isozymes (esterases α and β; acid phosphatases, malates deshydrogenases) show that *P. rurivagum* is very specific and that the others are very similar, only *P. aviculare* shows some variability.

The separation of foliar isozymes allowed to define 4 biochemical types in *P. arenastrum*, 2 in P. *rurivagum* and 12 in *P. aviculare*. Moreover, it may exist two groups in *P. aviculare* plants with lanceolate leaves and plants with obovate leaves.

All these plants treated with growth regulator herbicides show different responses : *P. arenastrum* is the most susceptible species, *P. rurivagum* the most resistant. Plants of *P. aviculare* are moderately resistant, moreover the plants with obovate leaves are more vigourous.

From the study of different morphological, caryological and biochemical characters, the authors stated that *P. aviculare* s.l. comprises three species well defined and very variable growing in the fields. Nevertheless in fields regularly cleaned with herbicides, on account of a low density, it seems likely that every plant is regularly self pollinisated, making up autogamous strains. This would explain the population variability of *P. aviculare* s.l.

Références bibliographiques

AURIAU P. *et al.*, 1976. Variabilité génétique de la composition des gliadines, glutenines, β amylases, α estérases, peroxydases et phosphatases acides du blé (*T. aestivum*). *Ann. Amélior. Plantes*, **26** (1), 51-66.

BARRALIS G., CHADŒUF R., COMPOINT J. P., GASQUEZ J., LONCHAMP J. P., 1978. Étude de quelques aspects de la dynamique d'une agrophytocénose. *Symposium Medit. Herbicidas*, Madrid, **1**, 85-98.

BILLARD J. P., BOUCAUD D. J., 1971. Analyse électrophorétique en gel de polyacrylamide des protéines séminales et foliaires de *Sueda maritima* (L.) DUR. *C. R. Acad. Sci.*, Paris, **273** D, 1703-1706.

BOREAU A., 1857. *Flore du Centre de la France*. Librairie encyclopédique de Roret, Paris.

BOULTER D., THURMAN D. A., THURNER B. L., 1966. The use of disc electrophoresis of plant proteins in systematics. *Taxon*, **15**, 135-143.

COSTE H., 1937. *Flore descriptive et illustrée de la France, de la Corse et des contrées limitrophes*. Librairie des Sciences et des Arts, Paris.

FOURNIER P., 1928. *Flore complétive de la plaine française*. Lechevalier, Paris.

FOURNIER P., 1961. *Les Quatre Flores de France*. Lechevalier, Paris.

GASQUEZ J., 1971. Apport de quelques méthodes modernes de la taxonomie à l'étude de *Festuca ovina* L. ssp. *macrophylla* (St. Y.) BID. *Ann. Scient. Univ. Berançon Botanique*, **10**, (43), 116.

GASQUEZ J. et COMPOINT J. P., 1976. Apport de l'électrophorèse en courant pulsé à la taxonomie d'*Echinochloa crus galli* (L.) P. B. *Ann. Amélior. Plantes*, **26** (2), 345-355.

GASQUEZ J., COMPOINT J. P. et BARRALIS G., 1976. Premières données sur la comparaison génétique entre populations d'adventices issues de parcelles désherbées chimiquement ou non depuis une décennie. *Ve Coll. Intern. Ecol. Biol. Mauvaises Herbes*, Dijon, 245-254.

GASQUEZ J., COMPOINT J. P., 1977. Mise en évidence de la variabilité génétique infrapopulation par l'utilisation d'isoenzymes foliaires chez *Echinochloa crus galli* (L.) P. B. *Ann. Amélior. Plantes*, **27** (2), 267-278.

GONNET J. F., 1974. *Contribution de la biochimie flavonique à l'étude du complexe infraspécifique de l'*Anthyllis vulneraria *L. (légumineuse)*. Thèse Doct. Spec., Univ. Lyon.

GORENFLOT R., BOURDU R., 1962. Critères biochimiques et taxonomie expérimentale du genre *Plantago*. *Rev. Cytol. et Biol. veg.*, **25** (3-4), 349-360.

GUINOCHET M. et VILMORIN R., 1973. *Flore de France*. Fascicule 1, Édition du C.N.R.S., Paris

HEGNAUER R., 1967. Chemical characters in plant taxonomy, some possibilities and limitations. *Pure Appl. Chem.*, G. B., **14** (1), 173-187.

KOBREHEL K., GAUTIER M. F., 1974. Variability in peroxydases isosymes in wheat and related species. *Canad. J. Bot.*, **52** (4), 755-759.

LÖVE A. and LÖVE D., 1942. Chromosome numbers of Scandinavian plant species. *Bot. Not.*, 19-56.

MARSHALL D. R., ALLARD R. W., 1970. Isozyme polymorphism in natural populations of *Avena fatua* and *A. barbata*. *Heredity*, **25**, 373-382.

ROUY G., 1910. *Flore de France*, **12**, Deyrolle, Paris.

SCANDALIOS J. G., 1969. Genetic control of multiple molecular forms of enzymes in plants: a review. *Bioch. Genet.*, **3**, 37-79.

STYLES B. T., 1962. The taxonomy of *Polygonum aviculare* and its allies in Britain. *Watsonia*, **5** (4), 177-214.

TUTIN T. G., HEYWOOD K. H., BURGES N. A., VALENTINE D. H., WALTERS S. M. et WEBB D. A., 1964. *Flora Europaea*, **1**, University Press, Cambridge.

Ann. Amélior. Plantes, 1978, **28** (5), 579-591.

Etude bibliographique

La résistance à *Corynebacterium michiganense* chez la tomate

H. LATERROT, R. BRAND (*) et Marie-Christine DAUNAY

Station d'Amélioration des Plantes maraîchères
Centre de Recherches agronomiques d'Avignon, I.N.R.A.
Domaine Saint-Maurice, 84140 Montfavet

Résumé

Corynebacterium michiganense est responsable d'une trachéobactériose de la Tomate. La bactérie est transmise par la graine. L'application conjointe des méthodes de détection de la bactérie, de désinfection des semences et de techniques rationnelles d'élevage des plants, améliorerait la situation sanitaire des cultures. Leur utilisation sur des variétés résistantes devrait contribuer à limiter les dégâts occasionnés par *C. michiganense*.

Depuis longtemps, des sources de résistance à cette bactérie sont recherchées. Très peu de cultivars de *Lycopersicon esculentum* ont montré une résistance. Cependant, plusieurs lignées sélectionnées pour la résistance à *Pseudomonas solanacearum* ont un bon comportement envers *C. michiganense*.

L'espèce *Lycopersicon pimpinellifolium* s'est révélée une importante source de résistance. Des résistances ont également été mises en évidence dans les espèces *L. hirsutum*, *L. glandulosum*, *L. peruvianum*; de même qu'une immunité chez *L. peruvianum* var. *humifusum*.

Les méthodes précoces d'inoculation artificielle par trempage des racines dans l'inoculum, par piqûre dans la tige, par pulvérisation d'une suspension bactérienne sur cotylédons, l'inoculation sur les blessures occasionnées par la suppression des rameaux axillaires sont d'une efficacité variable. Les tests par inoculation sur la blessure provoquée par l'excision d'un pétiole sont plus fiables. Un test récent, consistant en l'inoculation de la plaie de jeunes plantes décapitées, semble présenter un grand intérêt.

A l'exception de l'immunité trouvée dans *L. peruvianum* var. *humifusum* et encore insuffisamment étudiée, toutes les résistances mises en évidence sont partielles et s'expriment par un meilleur comportement des plantes au cours de l'épidémie. A l'état hétorozygote, les diverses résistances étudiées sont intermédiaires, mais l'hybride est souvent plus proche du parent sensible que du parent résistant. Le niveau de résistance est influencé par le contexte génétique de la variété sensible utilisée. Aucun effet maternel n'a été mis en évidence.

L'hérédité de la résistance est sous le contrôle d'un déterminisme génétique complexe, du moins pour les origines où celle-ci a été étudiée. Il n'a pas été observé d'interaction entre isolat de la bactérie et source de résistance.

(*) *Adresse actuelle:* Comité pour la Protection des Obtentions végétales. Groupement d'Étude des Variétés et des Semences, Centre de Recherches agronomiques d'Avignon, I.N.R.A., Domaine d'Olonne, Les Vignères, 84300 Cavaillon.

Introduction

Corynebacterium michiganense (E. F. Smith) Jens., est responsable d'une trachéobactériose de la Tomate connue depuis longtemps. En France, il y a plus de vingt ans que plusieurs Stations de Pathologie végétale l'ont identifiée dans diverses régions, selon MESSIAEN (1957). Des attaques sporadiques sévissent dans les serres et en plein champ dans toutes les zones de production, elles sont parfois très graves et peuvent anéantir une culture.

Les symptômes varient beaucoup selon les conditions de milieu. En serre, les plantes présentent d'abord un flétrissement brusque puis elles jaunissent et se dessèchent entièrement en montrant souvent des chancres typiques sur la tige. Au champ, les plantes présentent des nécroses noires du bord du limbe foliaire avant de se dessécher, d'abord par plages internervaires puis totalement; les chancres s'observent rarement. La chute des fruits avant leur complet développement est caractéristique de la maladie, ceux-ci présentent une nécrose au point d'attache du pédoncule et parfois de petites taches blanchâtres (communément appelées « yeux d'oiseaux »), en une zone quelconque de leur surface. Une description et une mise au point sur la maladie ont été rédigées par TRIGALET (1973).

Des progrès récents ont été réalisés dans le domaine de l'épidémiologie.

Les semences peuvent être contaminées. UEMATSU (1977) suggère que le taux de contamination le plus élevé est trouvé dans les semences issues des fruits formés lors de la phase épidémique de la maladie.

La semence contaminée est considérée comme le principal foyer primaire de la maladie. Une méthode de détection bactérienne par immunofluorescence a été mise au point par COLENO *et al.* (1976). Cette méthode utilisable dans les laboratoires d'essai de semences permettrait d'améliorer la situation sanitaire des cultures par l'élimination des lots de semences contaminés (TRIGALET et RAT, 1976).

La désinfection des graines est assurée partiellement depuis longtemps par l'extraction de celles-ci par fermentation naturelle ou par traitement à l'acide acétique ou à l'eau chaude. MARINESCU (1975) a montré l'intérêt de plusieurs méthodes. Parmi celles-ci figure le traitement à l'air chaud à 80 °C dont l'intérêt a été montré pour inactiver le Virus de la Mosaïque du Tabac (LATERROT, PECAUT, 1968) et qui est appliqué en France à des semences commerciales d'hybrides F_1. Cependant, le traitement retenu par MARINESCU est la désinfection par infiltration sous vide de cryptonol (sulfate d'hydroxyquinoléïne), cette méthode n'ayant pas d'effet néfaste sur la germination des semences.

Une enquête menée en France par divers organismes a permis de préciser l'importance de différents facteurs épidémiologiques de la maladie (CLERJEAU *et al.*, 1970) et en particulier l'étiolement en pépinière qui accroît la sensibilité des plantes.

L'application conjointe des méthodes de détection, de désinfection des semences et d'élevage correct des plants devrait permettre d'améliorer la situation. Leur utilisation sur des variétés résistantes ou peu sensibles réduirait considérablement les dégâts occasionnés par *C. michiganense*.

Depuis longtemps, les sélectionneurs recherchent des sources de résistance à cette bactérie. Depuis une dizaine d'années, des programmes de sélection se développent dans quelques pays à partir de plusieurs origines de *Lycopersicon*

sauvages. Parallèlement des méthodes d'inoculation artificielle ont été mises au point.

Dans une première partie, nous passerons en revue les sources de résistance signalées ainsi que les lignées résistantes qui en sont issues. Dans une deuxième partie nous indiquerons les diverses méthodes d'inoculation artificielle qui ont été mises au point et dont certaines ont été retenues par des sélectionneurs. La troisième partie sera consacrée aux quelques travaux concernant l'hérédité de la résistance.

Origines de résistance et matériel résistant obtenu

La recherche de cultivars de Tomate (*Lycopersicon esculentum*), ou d'origines appartenant au même genre, résistants à *Corynebacterium michiganense* a été entreprise depuis 1929 (STRIDER, 1969). Nous rapportons dans le tableau 1 les géniteurs de résistance à *C. michiganense* et les obtentions issues de ceux-ci.

Dans le sous-genre Eulycopersicon

Chez l'espèce *L. esculentum* très peu de cultivars ont montré une résistance. Des moindres sensibilités, difficiles à utiliser en sélection, ont été mises en évidence chez les variétés « Pingüino » et « Floralou » (LOZANO, 1966), « Sekko » (WAKMOTO *et al.*, 1968), « Tropired » (THYR, 1968) et « Wrania 123 » (SOTIROVA et BELEVA, 1976).

Un bon comportement envers *Corynebacterium* a été observé chez « Venus » et « Saturn » (HENDERSON et JENKINS, 1971; DE JONG et HONMA, 1976*b*) sélectionnées par l'Université de Caroline du Nord pour la résistance à *Pseudomonas solanacearum* à partir de deux formes voisines de la Tomate cultivée : *L. esculentum* var. *cerasiforme* et *L. esculentum* var. *pyriforme* (HENDERSON et JENKINS, 1972). La lignée « MR4 » issue des mêmes croisements que « Venus » et « Saturn » (ECHANDI, communication personnelle, 1977) montre également un bon comportement (FORSTER et ECHANDI, 1973). Dans des essais réalisés en France, « Venus » et « Saturn » ont exprimé un bon niveau de résistance (BRAND, 1976) ainsi que « MR4 » (DAUNAY, 1977).

D'autres lignées sélectionnées pour la résistance à *Pseudomonas solanacearum* ont présenté en France un bon comportement envers *Corynebacterium*. Il en est ainsi de « Carette » et « 53RC » (origine I.N.R.A. Guadeloupe) et de « 72.TR.4.4 » (Université de Caroline du Nord)(BRAND, 1976). Ces trois variétés ont la même origine que « Venus » et « Saturn » (KAAN et LATERROT, 1977). Une autre variété résistante à *Pseudomonas*, « IRAT L3 », sélectionnée par l'I.R.A.T.-Martinique à partir du géniteur « 199 » de l'Université de Porto Rico (DALY, 1976), dont la résistance est issue de *L. pimpinellifolium*, a montré dans les mêmes essais un plus haut niveau de résistance à *Corynebacterium* que les lignées précédentes (BRAND, 1976; DAUNAY, 1977).

Une résistance à *Corynebacterium* a également été mise en évidence chez la lignée « Hawaii 7996 » (DAUNAY, 1977). Cette lignée contrairement aux lignées précédentes est à croissance déterminée. Elle a été sélectionnée à l'Université de Hawaii pour la résistance à *Pseudomonas* à partir d'une origine des Philippines (GILBERT, communication personnelle, 1978).

TABLEAU I

Géniteurs de résistance à Corynebacterium michiganense *et obtentions issues de ceux-ci*

Origine de résistance	Mise en évidence	Utilisation en sélection	Obtention
L. esculentum (1)			
Pingûino	Lozano, 1966		
Floralou	Lozano, 1966		
Sekko	Wakimoto *et al.*, 1968		
Tropired	Thyr, 1969		
Vénus (2)	Henderson et Jenkins, 1971		
Saturn (2)	Henderson et Jenkins, 1971		
Wrania 123	Sotirova et Beleva, 1976		
Carette (3)	Brand, 1976		
53 RC (3)	Brand, 1976		
72 TR 4.4 (2)	Brand, 1976	Laterrot et Kaan, 1978	Sélection en cours
Irat L3 (4)	Brand, 1976	Laterrot et Kaan, 1978	Sélection en cours
Hawaii 7996	Daunay, 1977		
L.1051-1-2	Boelema, 1977		
L. esculentum var. *cerasiforme*			
G 14565 = PI 340905	Thyr, 1969	Kuriyama et Kuniyasu, 1974	Sélection abandonnée
Utah 659	Thyr, 1968	Kuriyama et Kuniyasu, 1974	Sélection abandonnée
origine complexe	Forster et Échandi, 1973	Forster et Échandi, 1973	MR 4
L. pimpinellifolium			
origine non précisée	Jacynina, 1951	Jacynina, 1951	K nº 9 et K nº 1
origine non précisée	Elenkov, 1965	Elenkov, 1965	nº 3/3 et ses descendances : nº 6/11 nº 8/12 → — Cm VF 232 (Thyr, 1972*a*) — H2990 (John *et al.*, 1973) — Porense, Mobonense, Monense (Laterrot, 1976)

Utah 20 = PI 344102	THYR, 1968	KURIYAMA et KUNIYASU, 1974 DE JONG et HONMA, 1974 et 1976*a*	Sélection abandonnée
Utah 737 = PI 344103.	THYR, 1968	KURIYAMA et KUNIYASU, 1974 DE JONG et HONMA, 1974 et 1976*a*	Sélection abandonnée
LA 12156L	THYR, 1969	KURIYAMA et KUNIYASU, 1974	F8 (LA 12) (2-3) 1 F8 (LA 12) (2-3) 2
L. hirsutum			
PI 251305	HASSAN *et al.*, 1968	KURIYAMA et KUNIYASU, 1974 DE JONG et HONMA, 1974 et 1976*a*	NCF 5
L. hirsutum var. *glabratum*			
PI 134418	KURIYAMA et KUNIYASU, 1974	KURIYAMA et KUNIYASU, 1974	Okitsu Sozai n° 1
L. glandulosum			
Utah 975 = PI 126443.	THYR, 1969		
L. peruvianum.			
LA 374 = PI 251306.	THYR, 1969		
Utah 1239 = PI 128653	THYR, 1969		
L. peruvianum var. *humifusum*			
origine non précisée	SOTIROVA et BELEVA, 1976	SOTIROVA et BELEVA, 1976	Sélection en cours
L. chilense			
origine non précisée	YORDANOV et STAMOVA, 1977	YORDANOV et STAMOVA, 1977	Sélection en cours

Remarques :

(1) Les variétés citées sont du type *L. esculentum*, mais la plupart sont issues de croisements interspécifiques récents.
(2) Même origine que « MR 4 » où interviennent *L. esculentum* var. *cerasiforme* « PI 129080 » et *L. esculentum* var. *pyriforme* « Beltsville 3814 ».
(3) Le géniteur de départ a vraisemblablement la même origine que les lignées sélectionnées par l'Université de Caroline du Nord.
(4) Origine complexe où intervient *L. pimpinellifolium*.
— Pour plus de précisions concernant l'origine de ces lignées, se reporter aux articles cités en colonne 2, à KAAN et LATERROT (1977) ou à DAUNAY (1977).

TABLEAU 2

Comportement de 10 variétés de Tomate tropicales résistantes à Pseudomonas solanacearum *vis-à-vis de* Corynebacterium michiganense *et de* Fusarium oxysporum *f.* lycopersici *pathotype 2 (en l'absence de l'allèle I_2 de résistance spécifique au pathotype 2). Tableau repris de* LATERROT *et* KAAN (1978).

Lignée	Origine de la résistance	Obtenteur	Réaction à :		
			Pseudomonas	Fusarium 2	Corynebacterium
CARETTE	CRA 66 (= OTB 2 ?)	KAAN, I.N.R.A. Guadeloupe (France)	R	RRR	RR
53.RC	CRA 66 (= OTB 2 ?)	KAAN, I.N.R.A. Guadeloupe (France)	RR	RRR	RR
VENUS	*L. esculentum* var. *cerasiforme* PI 129.080 (Colombie) et *L. esculentum* var. *pyriforme* Beltsville 3814 (Porto Rico)	HENDERSON Caroline du Nord (USA)	R	RR	R
SATURN		HENDERSON Caroline du Nord (USA)	R	RR	R
72.TR.4.4.		HENDERSON Caroline du Nord (USA)	RR	RRR	RR
74.TR.10		HENDERSON Caroline du Nord (USA)	R	RR	R
I.R.A.T. L3	Hybride complexe incluant *L. pimpinellifolium*	DALY, I.R.A.T. Martinique (France)	RR	RRR	RRR
FARAKO-BA	(Université de Porto-Rico)	D'ARONDEL DES HAYES, I.R.A.T. (Haute Volta)	RR	RR	R
KEWALO (*)	*L. pimpinellifolium* PI 127.805 A (Pérou)	GILBERT, Hawaii (U.S.A.)	R	R	S
HAWAII 7996 (*)	?	GILBERT, Hawaii (U.S.A.)	RRR	RR	RR
MR 4	comme 72 TR 4.4.	FORSTER, ÉCHANDI, Caroline du Nord (U.S.A.)	RR	RRR	RR
PLOVDIV 8/12	*L. pimpinellifolium*	ELENKOV, Institut « Maritza » (Bulgarie)	S	S	RR
MONALBO	témoin sensible	LATERROT, I.N.R.A. Avignon (France)	S	S	S

(*) Lignées à croissance déterminée (sp).
RRR : très haut niveau de résistance.
RR : haut niveau de résistance.
R : faible résistance.
S : aucune résistance.

L'ensemble des observations réalisées aux Antilles françaises et en France métropolitaine, concernant le comportement de ces lignées envers d'une part *C. michiganense* et, d'autre part *P. solanacearum* et *Fusarium oxysporum f. sp. lycopersici* pathotype 2, est récapitulé par LATERROT et KAAN (1978). Nous les rapportons dans le tableau 2.

La résistance de la lignée « L.1051-1-2 » observée par BOELEMA (1977) pourrait provenir d'une lignée tropicale résistante à *Pseudomonas*. En effet, cette lignée de l'Institut de Recherches horticoles de Pretoria (Afrique du Sud) est issue d'un croisement de la lignée « BW4 » (sélectionnée à Hawaii pour la résistance à *P. solanacearum*) par la lignée sud africaine « Albesto » (BOELEMA, communication personnelle, 1978) qui, contaminée dans les mêmes conditions que « L.1051-1-2 », se montre sensible à *Corynebacterium* (BOELEMA, 1977).

Des origines de *L. esculentum* var. *cerasiforme* possèdent une résistance modérée : « G 14565 » (THYR, 1969; FORSTER et ÉCHANDI, 1973; KURIYAMA et KUNIYASU, 1974), « Utah 659 » (THYR, 1968).

Lycopersicon pimpinellifolium s'est montrée une importante source de résistance à *Corynebacterium* (ARK, 1944, JACYNINA, 1951; THYR, 1968, 1969; KURIYAMA et KUNIYASU, 1974; DE JONG et HONMA, 1976*a*, 1976*b*; SOTIROVA et BELEVA, 1976).

Le premier programme de sélection réalisé est celui de JACYNINA en Union soviétique (JACYNINA, 1951), mais les lignées obtenues ne paraissent pas avoir été utilisées. Par contre, la sélection conduite en Bulgarie (ELENKOV, 1965) à partir d'une lignée « n° 3 /3 », issue d'un croisement non contrôlé intervenu dans la descendance d'un croisement *L. pimpinellifolium* × *L. esculentun* var. « Earleana », a permis d'obtenir plusieurs lignées intéressantes dont « n° 8 /12 ».

La résistance de cette lignée « n° 8 /12 » (dénommée « Bulgaria 12 » ou « Bulgarian 12 » aux États-Unis et au Japon et « Plovdiv 8 /12 » en France) a été soulignée plusieurs fois (THYR, 1968*a*); FORSTER et ÉCHANDI, 1973; LATERROT, 1974). Elle est à croissance indéterminée, ses fruits sont petits, à calotte verte avant maturité, bien colorés à maturité, son feuillage est sensible au grillage physiologique (LATERROT, 1974).

La lignée « n° 8 /12 » a été utilisée dans des programmes de sélection qui ont abouti à la création de plusieurs lignées agronomiquement améliorées et possédant parfois, en plus de la résistance à *Corynebacterium*, des résistances vis-à-vis d'autres maladies.

Aux États-Unis, elle a permis d'obtenir :

— « Cm VF 232 », à croissance déterminée (THYR, 1972*a*);
— « H. 2990 », à croissance déterminée (JOHN *et al.*, 1973; EMMATTY et JOHN, 1973).

En France, elle est à l'origine de :

— « Porense », à croissance indéterminée, à gros fruits;
— « Mobonense » et « Monense », du type « Moneymaker » (LATERROT, 1976).

Au Brésil, elle entre dans un programme de sélection ainsi que « Cm VF 232 » pour la création d'une lignée résistante dans le type « Santa Cruz » (DE SOUZA DIAS *et al.*, 1974).

Au Japon, elle fut introduite dans un des programmes de sélection conduit en vue de comparer l'intérêt de plusieurs origines de résistance (KURIYAMA et KUNIYASU, 1974).

Dans le sous-genre Eriopersicon

Chez l'espèce *L. hirsutum*, relativement facile à croiser avec la Tomate cultivée, une résistance a été mise en évidence dans l'origine « PI 251305 » (HASSAN *et al.*, 1968; THYR, 1969, 1971; KURIYAMA et KUNIYASU, 1974; DE JONG et HONMA, 1974) ainsi que dans l'origine « PI 134418 » de *L. hirsutum* var. *glabratum* (KURIYAMA et KUNIYASU, 1974).

Au Japon, la sélection réalisée à partir de ces deux origines a permis d'obtenir deux lignées résistantes d'un type proche de celui de la Tomate, respectivement « NCF 5 » et « OKITSU SOZAI nº 1 » (KURIYAMA et KUNIYASU, 1974). Le bon niveau de résistance de « OKITSU SOZAI nº 1 » a été confirmé en France (DAUNAY, 1977).

Lycopersicon peruvianum et ses variétés botaniques *dentatum* (= *L. chilense*) et *humifusum* sont une source de résistance à *Corynebacterium*. THYR (1969) a mis en évidence une résistance dans les origines « PI 251306 » et « PI 128653 » appartenant à l'espèce type ainsi que dans « PI 126443 » de l'espèce voisine *L. glandulosum*. Une immunité a été mise en évidence dans un lot de *L. peruvianum* var. *humifusum* (SOTIROVA et BELEVA, 1976) mais l'utilisation de cette résistance se heurte à des difficultés d'obtention de descendances issues du croisement interspécifique réalisé avec *L. esculentum*.

Plusieurs lignées morphologiquement proches de la Tomate cultivée, issues d'un croisement *L. esculentum* × *L. chilense*, se montrent en disjonction pour une résistance à *Corynebacterium* (YORDANOV et STAMOVA, 1977).

Méthodes d'inoculation artificielle

Différentes méthodes d'inoculation artificielle ont été proposées pour rechercher des sources de résistance. Elles sont réalisées au champ, en serre ou en chambre climatisée. Les techniques les moins drastiques, permettant à la résistance de s'exprimer, ont été retenues par les sélectionneurs.

Le trempage avant plantation des racines de jeunes plantes dans une suspension bactérienne (STAPP, 1951) est retenu par ELENKOV (1965) et par d'autres chercheurs bulgares (SOTIROVA et BELEVA, 1976; YORDANOV et STAMOVA, 1977).

La piqûre dans la tige à l'aisselle d'une feuille de plantes au champ avec une aiguille trempée dans une suspension de *Corynebacterium* est pratiquée par JACYNINA (cité par ELENKOV, 1962). Cette technique est également appliquée à des plantes plus jeunes. STRIDER (1970) l'utilise sur des plantes âgées de deux semaines en piquant à l'aisselle des cotylédons, KUNIYASU et KURIYAMA (1972) l'appliquent au stade « quatre feuilles ». FORSTER et ÉCHANDI (1973) ont la meilleure discrimination entre variétés sensibles et résistantes avec des plantes de cinq semaines cultivées durant l'essai à 26 °C le jour et 18 °C la nuit.

Le développement de la maladie est plus rapide et plus homogène avec la méthode par piqûre qu'avec l'inoculation par trempage des racines, selon STRIDER (1970) et KUNIYASU et KURIYAMA (1972).

Les deux méthodes sont parfois appliquées simultanément sur les mêmes plantes avant plantation (ELENKOV, 1965). Le trempage des racines peut également être suivi d'une inoculation deux semaines plus tard par excision de la

première feuille à l'aide d'une lame de couteau contaminée (EMMATTY et JOHN, 1973).

L'inoculation sur les blessures occasionnées par la taille des rameaux axillaires est pratiquée par ELENKOV (1965) sur du matériel de résistance faible.

L'inoculation sur la blessure provoquée par l'excision d'un pétiole connaît plusieurs variantes quant à l'âge des plantes et à l'étage foliaire concerné. L'excision de la première feuille au stade « trois feuilles » avec dépôt d'une goutte d'inoculum sur la blessure est retenue par THYR (1968) ainsi que par KUNIYASU et KURIYAMA (1972). Les différences entre plantes sensibles et résistantes s'expriment beaucoup plus nettement dans ce test qu'avec l'inoculation par trempage des racines ou par pulvérisation bactérienne sur cotylédons (DE JONG et HONMA, 1976*b*). En utilisant le test de THYR, BOELEMA (1976) a trouvé une interaction entre l'âge des plantes au moment de l'inoculation et les variétés; « Bulgaria 12 » semble passer par un stade de haute sensibilité avant que sa résistance ne s'exprime. La même technique est appliquée plus tardivement sur des plantes au champ après excision d'une feuille proche de la première inflorescence au moment de l'épanouissement de la deuxième, puis huit jours plus tard au niveau d'une feuille voisine de la deuxième inflorescence lors de l'épanouissement de la troisième; les plantes sont ensuite étêtées au niveau de la deuxième feuille située au-dessus de la quatrième inflorescence (LATERROT, 1974).

La pulvérisation d'une suspension de *Corynebacterium* sur de très jeunes plantules, au stade cotylédonaire, a permis à HASSAN *et al.* (1968) de mettre en évidence une résistance chez *L. hirsutum*. Cependant l'utilisation de ce test est déconseillée par THYR (1969) pour son absence de corrélation avec les tests réalisés à un stade plus tardif et le comportement des lignées au champ. Cette méthode n'a pas été retenue par BRAND (1976) car elle ne permet pas de mettre en évidence la résistance de « Plovdiv 8/12 » et de « 72 TR.4.4 ».

Récemment un nouveau test a été mis au point par DE JONG et HONMA (1976*b*). Il consiste en la décapitation au-dessus des cotylédons de plantes de quatre semaines avec un couteau contaminé par trempage dans une suspension bactérienne d'un isolat peu agressif. Ce test, utilisant une suspension peu concentrée de bactéries appartenant à des isolats peu agressifs, a permis l'expression de la résistance de « Plovdiv 8/12 » et de « IRAT-L3 » (DAUNAY, 1977). Les plantes sont élevées en chambre climatisée. Un rameau axillaire se développe à l'aisselle de chacun des cotylédons; leur comportement est observé, et la notation définitive, basée sur l'importance des symptômes de flétrissement, est réalisée quatre semaines après l'inoculation.

De ces études, il ressort que la nature partielle des résistances observées et la prépondérance des conditions de milieu sur leur expression, en général tardive, rendent difficile la mise au point de tests à un stade jeune. A noter que la résistance de *L. peruvianum* var. *humifusum* et celle du matériel issu de *L. chilense* n'ont pas encore été étudiées avec les tests précoces.

Hérédité de la résistance

A l'exception de l'immunité encore peu étudiée, trouvée dans *L. peruvianum* var. *humifusum*, toutes les résistances mises en évidence sont partielles.

L'expression de la maladie est atténuée chez les plantes résistantes. Bien que

RAI et STROBEL (1969), travaillant avec « Utah 20 », aient tenté de relier la résistance à la vitesse de dégradation de toxines d'origine bactérienne, il semble admis que la résistance s'exprime directement sur la bactérie en ralentissant sa prolifération par un mécanisme inconnu (WAKIMOTO *et al.*, 1968 ; THYR, 1969).

A l'état hétérozygote, la résistance de « 8/12 » (= « Bulgaria 12 ») est d'un niveau très proche de celui de la lignée « 8/12 » elle-même (LATERROT, 1974); cependant la résistance de cette lignée a pu être sous-estimée à cause du grillage physiologique qu'elle montre très souvent sous le climat estival du midi de la France (LATERROT, 1974). La résistance de « 72 TR 4.4 » est intermédiaire (BRAND, 1976) ainsi que celle de « IRAT L3 » (DAUNAY, 1977); cependant dans les deux cas l'hybride F_1 « résistant × sensible » a un comportement plus proche de celui de la variété sensible.

La variation de réponse des F_1 « 8/12 » × « sensible » et « 72 TR 4.4 » × «sensible », laisse penser que ces résistances partielles ont, à l'état hétérozygote, une expression encore plus hautement influencée par l'environnement qu'à l'état homozygote (BRAND, 1976).

Dans un essai diallèle comprenant deux variétés sensibles et les quatre variétés résistantes suivantes :

— *L. esculentum* « Bulgaria 12 ».
— *L. pimpinellifolium* « PI 344102 » = « Utah 20 ».
— *L. pimpinellifolium* « PI 344103 » = « Utah 737 ».
— *L. hirsutum* « PI 251305 ».

DE JONG et HONMA (1977) ont montré que la résistance est influencée par le contexte génétique de la lignée sensible utilisée dans les croisements.

L'étude des croisements réciproques n'a pas mis en évidence, dans ce même essai, d'effet maternel sur la résistance. Les effets géniques pour la résistance, jugés au niveau des F_1 paraissent surtout additifs et pourraient, selon DE JONG et HONMA, être fixés dans des lignées.

Les études génétiques de la résistance conduites par DE JONG (1975), DE JONG et HONMA (1976*a* et 1977), THYR (1976), ont porté sur l'hérédité de la résistance à *Corynebacterium* des quatre lignées résistantes citées ci-dessus. Dans tous les cas, la résistance est à dominance incomplète et elle est sous le contrôle de plusieurs gênes majeurs quantitatifs influencés par l'action de gènes modificateurs.

Les travaux japonais de KURIYAMA et KUNIYASU (1974) portant sur les résistances de :

— *L. esculentum* « Bulgaria 12 »,
— *L. esculentum* var. *cerasiforme* « G 14565 »,
— *L. pimpinellifolium* « PI 344102 »
« Utah 737 » (« = PI 344103 »)
« LA 12156 L ».
— *L. hirsutum* « PI 134418 ».

débouchent sur la conclusion que la résistance est multigénique, il est supposé qu'il y a peu de gènes en jeu, avec une dominance incomplète.

Il n'a pas été mis en évidence de différence de virulence chez *C. michiganense* dans le seul travail concernant cet aspect, celui de THYR (1972*b*). Cet auteur a étudié

sept isolats provenant de six régions des États-Unis sur sept lots de Tomate, quatre variétés sensibles et trois origines résistantes :

— *L. esculentum* « Bulgaria 12 »,
— *L. pimpinellifolium* « PI 344102 »,
— *L. hirsutum* « PI 251305 ».

Thyr n'a pas observé d'interaction entre variétés et isolats, il conclut que les isolats diffèrent en agressivité et que la résistance des origines étudiées est de type horizontal.

Reçu pour publication en avril 1978.

Summary

Resistance to Corynebacterium michiganense *in tomato*
Litterature study

Corynebacterium michiganense is responsable for a tracheobacterial disease in tomato. The bacteria are transmited through the seed. Combined application of bacteria, detection methods, seed disinfection and rational plant production techniques would better the health condition of the crops. Use of these methods would help to limit the damage caused by *C. michiganense*.

Research for sources of resistance to this bacterium has been pursued for a long time. Very few cultivars of *Lycopersicon esculentum* have proved to be resistant. However, several lines bred for their resistance to *Pseudomonas solanacearum* behave well with respect to *C. michiganense*.

The *Lycopersicon pimpinellifolium* species has proved to be an important source of resistance. Resistance has also been revealed in the *L. hirsutum*, *L. glandulosum*, *L. peruvianum* species, as well as immunity in *L. peruvianum* var. *humifusum*.

Methods of early artificial inoculation by soaking the roots in the inoculum, by injecting the material into the stem, by spraying the cotyledons with bacterial suspension, by inoculating wounds made by removing the axillary shoots, vary in effectiveness. Tests involving inoculation of the wound made by excision of a petiole are more reliable. One recent test which consists in inoculating the cuts on young plants left by pruning the tops, shows great promise.

With the exception of the immunity feature found in *L. peruvianum* var. *humifusum*, which has not as yet been sufficiently investigated, all the resistances brought to light are partial and are apparent in the improved behaviour of the plants during the epidemic.

In the case of heterozygosis the various resistances studied are intermediary, but the hybrid is often more like the susceptible parent than the resistant parent. The level of resistance is affected by the genetic context of the susceptible variety used. No maternal effect was pointed out.

Heredity of resistance is controlled by a complex genetic determinism, at least as far as the stocks in which it has been studied are concerned.

Références bibliographiques

Ark P. A., 1944. Studies on bacterial canker of tomato. *Phytopathology*, **34**, 394-400 (cité par de Jong et Honma (1976*a*)).

Boelema B. H., 1976. Infectivity titrations with *Corynebacterium michiganense* in tomato seedlings. I. — The effect of the age of the seedlings at the time of inoculation. *Phytophylactica*, **8**, 41-46.

Boelema B. H., 1977. Infectivity titrations with *Corynebacterium michiganense* in tomato seedlings. II. — Differences in susceptibility between cultivars. *Phytophylactica*, **9**, 5-10.

Brand R., 1976. Amélioration de la Tomate pour la résistance au *Corynebacterium michiganense*. *Mém. fin d'études*, *ENITH*-Angers, 76 p.

CLERJEAU M., COLENO A., TRIGALET A., BRANTHOME X., LECOCQ A., DE FONT REAULX B., FOURCADE A., NAVATEL J., 1970. Bilan d'une enquête menée en 1970 dans le Sud-Est dans le but de préciser les principaux facteurs épidémiologiques de *Corynebacterium michiganense*, agent du chancre bactérien de la Tomate. *Stn. de Pathol. veg. I.N.R.A.-Avignon. Rapport ronéotypé*, 3 p.

COLENO A., TRIGALET A., DIGAT B., 1976. Détection des lots de semences contaminés par une bactérie phytopathogène. *Ann. Phytopathol.*, **8** (3), 355-364.

DALY P., 1976. « IRAT L3 », une nouvelle variété de Tomate combinant plusieurs résistances aux maladies. *Agron. trop.*, **31** (4), 398-402.

DAUNAY M. C., 1977. Une résistance de la Tomate à trois maladies vasculaires. *Mém. fin d'études, ENITH-Angers*, 86 p.

DE JONG J., 1975. Genetics of resistance to *Corynebacterium michiganense* in *Lycopersicum*. *Diss. Abstr.*, Sect. B, **36** (7), 3142 B.

DE JONG J., HONMA J., 1974. Genetics of resistance to bacterial canker (*C. michiganense*) in the tomato. *HortScience*, **9** (3 Sect. 2) (Abstr. nº 232).

DE JONG J., HONMA J., 1976*a*. Inheritance of resistance to *Corynebacterium michiganense* in the tomato. *J. Hered.*, **67** (2), 79-84.

DE JONG J., HONMA J., 1976*b*. Evaluation of screening techniques and determination of criteria for assessing resistance to *Corynebacterium michiganense* in tomato. *Euphytica*, **25** (2), 405-414.

DE JONG J., HONMA J., 1977. Combining ability of three *Lycopersicon* species for resistance to *Corynebacterium michiganense*. *J. Amer. Soc. hortic. Sci.*, **102** (2). 196-198.

DE SOUZA DIAS M., YOKOYAMA S., IKUTA H., DA COSTA C. P., 1974. Seleção e obtenção de uma variedade de tomate tipo « Santa Cruz » com resistencia ao cancro bacteriano, *Corynebacterium michiganense* (E. F. Sm) H. L. Jens. *Relat. Cient. Univ. Sao Paulo. Esc. sup. Agric. « Luiz de Qucrioz »*. *Dept. Inst. Genet.*, **8**, 74-75.

ELENKOV E., 1962. Utilisation de la méthode d'inoculation artificielle en vue de sélectionner des tomates résistantes au dessèchement bactérien (Bulg.-an). *Trid. God. Nauchn. Inst. « Maritza » Plovdiv*, 299-318.

ELENKOV E., 1965. Breeding of tomatoes resistant to the bacterial canker. *Intern. Z. Landwirt.*, Sofia, Bulgarie (6), 45-49.

EMMATTY D. A., JOHN C. A., 1973. Evaluation of resistance to bacterial canker of H 2990 a new tomato variety. *Plant. Dis. Rep.*, **57** (7), 584-586.

FORSTER R. L., ECHANDI E., 1973. Relation of age of plants, temperature and inoculum concentration to bacterial canker development in resistant and susceptible *Lycopersicon* spp. /*Corynebacterium michiganense*. *Phytopathology*, **63** (6), 773-777.

HASSAN A. A., STRIDER D. L., KONSLER T. R., 1968. Application of cotyledonary symptoms in screening for resistance to tomato bacterial canker and in host ranges studies. *Phytopathology*, **58** (1), 233-239.

HENDERSON W. R., JENKINS S. F., 1971. New tomatoes resistant to bacterial wilt. *Research and Farming*, **29** (314), p. 10.

HENDERSON W. R., JENKINS S. F., 1972. « Venus » and « Saturn ». *Agric. Exp. Stn, North Carolina State Univ.* at Raleigh, *Bull.* nº 444, 13 p.

JACYNINA K. N., 1951. Canker resistant varieties of Tomato. *Sad. Logerod* (1), 57-58; in *Hort. Abstr.* (Abstr. nº 3664), **21** (4), 510.

JOHN C. A., EMMATTY D. A., THYR B. D., 1973. Release of bacterial canker resistant tomato breeding line H 2990. *Rep. Tomato Genet., Coop.*, **23**, p. 52.

KAAN F., LATERROT H., 1977. Mise en évidence de la relation entre des résistances de la Tomate à deux maladies vasculaires : Flétrissement bactérien (*Pseudomonas solanacearum* E.F.Sm) et la Fusariose pathotype 2 (*Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici* (Sacc) Snyd. et Hans.). *Ann. Amélior. Plantes*, **27** (1), 25-34.

KUNIYASU K., KURIYAMA T., 1972. Studies on a method for selecting tomatoes resistant to bacterial canker caused by *Corynebacterium michiganense*. I. Seedling inoculation methods and factors affecting disease development. *Bull. hortic. Res. Stn. Okitsu* Japan, Série B (12), 119-132.

KURIYAMA T., KUNIYASU K., 1974. Studies on the breeding of disease resistant tomato by interspecific hybridization III. On the breeding of a new tomato line resistant to bacterial canker caused by *Corynebacterium michiganense*. *Bull. Veg. Ornem. Crops Res. Stn*, Japan, Ser. A (1), 93-107.

LATERROT H., 1974. Value of the resistance of the 8/12 Bulgarian tomato to *Corynebacterium michiganense* (E.F. Sm) Jensen. *Eucarpia Meet. Tomato working group*, Bari, 26 au 30 août 1974, 144-149.

LATERROT H., 1976. Résistance aux maladies. *Stn. Amélior. Plant. maraîchères.* I.N.R.A.-France. *Rapport d'Activité* 1975-1976, 73-78.

LATERROT H., KAAN F., 1978. Resistance to *Corynebacterium michiganense* of lines bred for resistance to *Pseudomonas solanacearum*. *Rep. Tomato Genet. Coop.*, **28**, 7-8.

LATERROT H., PECAUT P., 1968. Incidence du traitement thermique des semences de tomate sur la transmission du virus de la Mosaïque du Tabac. « Études de virologie ». *Ann. Epiphyties*, **19** (hors série), 159-164.

LOZANO T., 1966. Una nueva enfermedad bacterial de tomato en Colombia causada par la bacteria *C. michiganense*. *Agric. Trop.* Bogota, **22**, 410-418, in *Hort. Abstr.*, **37**, 385, Abstract 3162.

MARINESCU G., 1975. Recherches sur la désinfection des semences de tomates contaminées par *Corynebacterium michiganense* (E. F. Smith). *Bull. Acad. Sci. agric. forest* (Roumanie), **5**, 101-110.

MESSIAEN C. M., 1957. Préparation et traitement des semences de Tomate. *Rev. Zool. agric. appl.*, 4e trimestre 1957, nº 10-12.

RAI P.V., STROBEL, 1969. Relationship of degradation of toxic bacterial glycopeptides to bacterial canker resistance in Tomato. *Phytopathology*, **59** (8), p. 1045.

SOTIROVA V., BELEVA L., 1976. Study on the resistance to *Corynebacterium michiganense* (Smith) Jensen of wild tomato spp. and varieties. *Gradinarska i Lozarska Nauka*, **13** (7), 86-91.

STAPP L., 1951. A new method of infecting with *Bacterium michiganense*, the cause of bacterial wilting of tomato plants. *Phytopathology*, **18**, 111-113.

STRIDER D. L., 1969. Bacterial canker of tomato caused by *Corynebacterium michiganense*, a litterature review and bibliography. *North Carolina agric. exper. Stat. Tech. Bull.* nº 193, 110 p.

STRIDER D. L., 1970. Tomato seedling inoculations with *Corynebacterium michiganense*. *Plant. Dis. Rep.*, **54** (1), 36-39.

THYR B. D., 1968. Resistance to bacterial canker in Tomato and its evaluation. *Phytopathology*, **58** (3), 279-281.

THYR B. D., 1969. Additional sources of resistance to bacterial canker of tomato (*Corynebacterium michiganense*). *Plant. Dis. Rep.*, **53** (3), 234-237.

THYR B. D., 1971. Resistance to *Corynebacterium michiganense* in 6 *Lycopersicon* accessions. *Phytopathology*, **61** (8), 972-974.

THYR B. D., 1972*a*. Pedigree of Cm VF 232. *Rep. Tomato Genet. Coop.*, **22**, p. 52.

THYR B. D., 1972*b*. Virulence of *Corynebacterium michiganense* isolates on *Lycopersicon* accessions. *Phytopathology*, **62** (9), 1082-1084.

THYR B. D., 1976. Inheritance of resistance to *Corynebacterium michiganense* in tomato. *Phytopathology*, **66** (9), 1116-1119.

TRIGALET A., 1973. Le chancre bactérien de la Tomate dû au *Corynebacterium michiganense* (E. F. Smith). *Les bactérioses de la Tomate en France*, brochure éditée par l'Institut National de Vulgarisation pour les Fruits, Légumes et Champignons. Paris, France, 5-15.

TRIGALET A., RAT B., 1976. Immunofluorescence as a tool for detecting the internally borne bacterial diseases: *Corynebacterium michiganense* (E. F. Smith) Jensen and *Pseudomonas phaseolicola* (Burkholder) Dowson. *Rep. 15th Intern. Workshop Seed Pathology I.S.T.A.*, 8th-14th sept. 1975, Paris.

UEMATSU T., FUJII H., OHATA K., 1977. Relationship between inoculation and seed infection with tomato canker bacteria. *Ann. Phytopathol. Soc. Japan*, **43**, 412-418.

YORDANOV M., STAMOVA L., 1977. A new source of resistance to *Corynebacterium michiganense* (E. F. Sm) Jensen. *Rep. Tomato Genet. Coop.*, **27**, p. 26.

WAKIMOTO S., UEMATSU T., MUKOO H., 1968. Bacterial canker disease of tomato in Japan 1: isolation and identification of the causal bacteria and resistance of tomato varieties against the disease. *Bull. Natl. Inst. agric. Sci.* (Japan), Ser. C (22), 269-281.

Ann. Amélior. Plantes, 1978, **28** (5), 593-607.

Essai d'interprétation de nécroses florales avant la floraison chez l'Abricotier en relation avec une étude des besoins en froid des bourgeons pour la levée de dormance

J. M. LEGAVE

Laboratoire de Recherches de la Chaire d'Arboriculture fruitière, E.N.S.A.-I.N.R.A. Centre de recherches de Montpellier, 34060 Montpellier

Résumé

Une satisfaction insuffisante des besoins en froid pour la levée de dormance est à l'origine de chutes de bourgeons floraux chez l'Abricotier dans certaines conditions climatiques. Cette éventualité est envisagée pour le cultivar « Polonais » sous le climat du littoral languedocien. Deux méthodes sont utilisées pour étudier la levée de dormance :

— une méthode statistique d'estimation des besoins en froid (BIDABÉ, 1963-67);

— une méthode expérimentale de détermination de l'aptitude au développement (TABUENCA, 1964-68).

L'ensemble des résultats obtenus conduisent à conclure à la satisfaction des besoins en froid de « Polonais » sous le climat du littoral languedocien, indépendamment du phénomène de nécroses florales à l'origine des chutes de bourgeons observées. Par contre l'augmentation du taux de nécroses au cours du repos végétatif semble être fonction de l'évolution de la levée de dormance. Pour cette raison on peut émettre l'hypothèse que l'aptitude au développement des bourgeons par la levée de dormance pourrait être la cause directe du phénomène de nécroses.

Introduction

Dans un précédent article, nous avons décrit quelques aspects de nécroses florales avant la floraison chez l'Abricotier (LEGAVE, 1978).

Pour les principaux cultivars français, ces nécroses s'observent aussi bien à l'intérieur qu'à l'extérieur de leur aire climatique respective d'adaptation. CLANET et SALLES (1974) montrent cependant, pour le cultivar « Polonais », que la proportion des bourgeons nécrosés par rapport aux bourgeons normaux s'accentue sensiblement en dehors de cette zone sur les pousses longues. Ce phénomène est moins net sur les pousses courtes. Dans le cas de ce cultivar, il est donc permis

de penser que les nécroses étudiées sont déterminées au moins partiellement par certaines conditions climatiques.

D'après la bibliographie, les principaux facteurs climatiques responsables de chutes de bourgeons chez l'Abricotier seraient les suivants :

— la sécheresse estivale ou hivernale (BROWN, 1953 *b*);

— le gel hivernal (MODLIBOWSKA, 1961; TABUENCA, 1964; MONET, 1971-77);

— la satisfaction insuffisante des besoins en froid nécessaires à la levée de dormance des bourgeons (BROWN, 1953, 1957; CROSSA-RAYNAUD, 1955; CHANDLER, 1957);

— l'effet défavorable de certaines températures élevées sur la croissance et le développement des bourgeons au cours de leur repos végétatif (BROWN, 1960; BORDEIANU *et al.*, 1962; CARRAUT, 1968).

Pour « Polonais », les chutes de bourgeons sont proportionnellement plus nombreuses sous les conditions climatiques du littoral languedocien que sous des climats à automnes et hivers plus froids tels que ceux de la vallée du Rhône. Des comportements analogues s'observent pour les cultivars « Bergeron » et « Luizet ». C'est pourquoi on peut avancer l'hypothèse que les chutes pour ces cultivars, adaptés à des climats précontinentaux, sont accrues sous un climat littoral méditerranéen en raison d'une satisfaction moins complète de leurs besoins en froid.

Certains faits semblent cependant contredire une telle hypothèse :

— les besoins en froid couramment estimés pour ces cultivars sont satisfaits sous le climat du littoral languedocien (CROSSA-RAYNAUD, 1955; TABUENCA, 1964-68; CLANET et SALLES, 1974);

— dans ces mêmes conditions climatiques, les chutes étudiées ne s'accompagnent d'aucuns symptômes caractéristiques d'une insuffisance de la levée de dormance (LEGAVE, 1978).

Toutefois les estimations des besoins en froid ne tiennent très généralement pas compte des différences de besoins qui existent entre les bourgeons chez un arbre fruitier (CHANDLER, 1957; BIDABÉ, 1965; EREZ et LAVEE, 1971). D'autre part on peut supposer que chez l'Abricotier, les bourgeons les plus exigeants sont particulièrement sensibles à un léger manque de froid (cas des bourgeons sur pousses longues en particulier). Aussi une étude comparée de la levée de dormance sous le climat du littoral languedocien pour deux cultivars, « Polonais » et « Canino », nous est apparue utile pour progresser dans la connaissance du déterminisme des chutes de bourgeons étudiées. « Canino » présente en effet sous ce climat, à l'inverse de « Polonais », un comportement très satisfaisant au niveau du développement des bourgeons vers la floraison.

Matériel et méthodes

1. — *Méthode statistique*

La méthode utilisée est celle expérimentée par BIDABÉ (1965-67) chez le Pommier pour contrôler l'époque de la floraison à partir d'un modèle de l'action des températures sur le développement des bourgeons.

Ce modèle repose sur la conception que la floraison résulte de deux actions thermiques de type exponentiel successives et indépendantes :

— une action des basses températures pour lever la dormance ou « action de froid », estimée journellement par la quantité :

$$AF = Q_{10}^{-\frac{M}{10}} + Q_{10}^{-\frac{m}{10}},$$

Q_{10} étant un coefficient à déterminer; M, m étant respectivement le maximum et le minimum thermométriques journaliers.

— une action des températures élevées et moyennement élevées pour permettre le développement des bourgeons vers la floraison ou « action de chaleur », estimée journellement par la quantité :

$$AC = Q_{10}^{+\frac{M}{10}} + Q_{10}^{+\frac{m}{10}}.$$

Le principe de la méthode consiste à rechercher par approche une quantité optimale d'actions de froid pour laquelle la quantité d'actions de chaleur correspondante jusqu'à la pleine floraison présente le moins possible de variations sur le maximum d'années d'observations en des milieux climatiques différents. Cette quantité optimale d'actions de froid peut être identifiée aux besoins moyens en froid des bourgeons et déterminer ainsi l'époque de la levée de dormance.

Notre étude a été réalisée pour « Polonais » (A 641) et « Canino » (A 16) à partir de cinq années de notation de la pleine floraison (1965-69) sous les seules conditions climatiques du domaine INRA de Nîmes-Manduel. « Polonais » présente sous ce climat une floraison souvent déficiente (Clanet et Salles, 1974). Cependant les notes de floribondité que nous avons relevées pour le clone « A 641 » sur la période d'observation permettent d'utiliser la méthode adoptée (tabl. 1). Les quantités d'actions de froid ont été calculées chaque année à partir du 1er octobre pour trois valeurs de Q_{10} (3,0; 3,5; 4,0). Des équivalences ont été calculées entre les actions de froid calculées avec ces différents Q_{10}. Les variations annuelles de la quantité d'actions de chaleur correspondant à une quantité déterminée d'actions de froid ont été estimées par le double de l'écart-type à la moyenne des cinq

TABLEAU 1

Notes d'abondance de la floraison de 0 à 5 (1), observations faites au domaine I.N.R.A. de Manduel dans une collection variétale d'Abricotier

Cultivar	Année (2)				
	1965	1966	1967	1968	1969
« Polonais »	4	2	4	3	4
« Canino »	4	5	5	4	5

(1) 0 : floribondité nulle.
5 : floribondité très forte.
(2) Les arbres étaient âgés de 3 ans à la première notation de floraison (1965).

années. Les écarts-types étant exprimés en unités différentes suivant la valeur du Q_{10}, ont été convertis en jours moyens de floraison (1) afin de pouvoir les comparer.

2. — *Méthode expérimentale*

Nous avons utilisé la méthode mise au point par TABUENCA (1964) pour déterminer l'époque de levée de dormance des bourgeons floraux chez différentes espèces fruitières dont l'Abricotier. Cet auteur considère que la levée de dormance par les basses températures est achevée lorsque les bourgeons ont acquis la capacité à se développer sous l'effet de températures élevées. Pratiquement on prélève régulièrement au cours du repos végétatif des pousses que l'on répartit au hasard en deux lots :

— le premier est utilisé pour peser immédiatement après dessiccation un premier échantillon d'ébauches florales;

— le second est placé dans des conditions expérimentales de températures élevées (20 ± 1 °C) et d'alimentation en eau pendant huit jours. Un second échantillon d'ébauches florales, numériquement identique, est ensuite prélevé sur ce lot puis pesé après dessiccation.

La comparaison des poids secs des deux échantillons au cours des prélèvements permet d'observer une nette augmentation du poids sec du second échantillon à partir d'une certaine époque. Cette augmentation met en évidence la capacité des bourgeons à réagir à la température de 20 °C et détermine par conséquent l'époque de la levée de dormance.

Notre étude a été effectuée au domaine expérimental INRA de Montpellier-Fréjorgues en deux étapes :

— en 1974-75, prélèvements au hasard d'ébauches florales sur des pousses de longueur moyenne pour « Polonais » (1331) et « Canino » (1343);

— en 1977-78, prélèvements pour « Polonais » (431) seulement :

- d'ébauches florales isolées (F) ou associées à un bourgeon végétatif (association FB) sur des pousses courtes caractéristiques;
- d'ébauches florales uniquement associées à un bourgeon végétatif (association FB) sur des pousses longues caractéristiques ainsi que sur des pousses anticipées.

Cinquante ébauches florales ont été prélevées pour chaque pesée. Les conditions de dessiccation ont été de deux heures à 70 °C en 74-75 et d'une semaine à 100 °C en 77-78. Les mesures ont été réalisées avec une erreur de 0,1 mg.

Résultats

1. — *Étude statistique*

Les principaux résultats sont rassemblés dans les tableaux 2 et 3.

Pour chaque cultivar et chaque valeur de Q_{10}, on observe une diminution rapide suivie d'une augmentation relativement plus lente des écarts de prévision

(1) Un jour moyen de floraison fournit une action de chaleur dont la valeur est égale, pour chaque cultivar et chaque Q_{10}, à celle de l'action de chaleur journalière moyenne, calculée sur l'ensemble des années d'observations, de la période de floraison comprise entre la date de floraison de l'année la plus précoce et celle de l'année la plus tardive.

TABLEAU 2

Détermination pour le cultivar « Canino » des besoins moyens en froid et en chaleur des bourgeons floraux par la méthode de BIDABÉ *sur cinq années d'observations au domaine de* MANDUEL

Actions de froid équivalentes			Moyenne des actions de chaleur correspondantes			Variations des actions de chaleur par rapport à la moyenne					
Q_{10}			Q_{10}			exprimées par 2 σ (1)			en jour moyen de floraison (2)		
3,0	3,5	4,0	3,0	3,5	4,0	3,0	3,5	4,0	3,0	3,5	4,0
28,2	25	20,9	557	640	746	65,0	73,8	99,0	9,4	8,8	9,8
33,6	30	25,5	523	599	695	38,8	62,0	76,7	5,6	7,5	7,6
38,9	35	30,2	492	565	651	29,7	53,2	66,6	4,3	6,4	6,6
44,1	40	34,8	468	539	624	27,1	41,8	57,3	3,9	5,0	5,7
*49,3**	45	39,6	*454*	522	606	21,7	27,6	36,6	*3,1*	3,3	3,6
54,3	50	44,4	439	505	586	35,0	31,3	41,9	5,0	3,8	4,2
59,8	55	49,2	413	474	552	35,1	38,2	48,3	5,1	4,6	4,8
65,2	60	53,9	384	442	515	41,9	46,8	60,5	6,0	5,6	6,0
70,4	65	58,7	364	421	490	48,1	46,0	66,1	6,9	5,5	6,6

(1) 2σ = double de l'écart-type.
(2) 1 jour moyen de floraison = 6,9 actions de chaleur, Q_{10} = 3,0.
1 jour moyen de floraison = 8,3 actions de chaleur, Q_{10} = 3,5.
1 jour moyen de floraison = 10,1 actions de chaleur, Q_{10} = 4,0.
(*) Quantité optimale d'actions de froid.

TABLEAU 3

Détermination pour le cultivar « Polonais » des besoins moyens en froid et en chaleur des bourgeons floraux par la méthode de BIDABÉ *sur cinq années d'observations au domaine de Manduel*

Actions de froid équivalentes			Moyenne des actions de chaleur correspondantes			Variations des actions de chaleur par rapport à la moyenne					
Q_{10}			Q_{10}			exprimées par 2 σ (1)			en jour moyen de floraison (2)		
3,0	3,5	4,0	3,0	3,5	4,0	3,0	3,5	4,0	3,0	3,5	4,0
28,2	25	20,9	592	682	798	66,3	68,9	97,8	9,0	7,7	8,9
33,6	30	25,5	557	641	747	18,3	24,1	30,6	2,5	2,7	2,8
*38,9**	35	30,2	*526*	607	703	17,2	23,2	33,7	*2,3*	2,6	3,1
44,1	40	34,8	502	581	676	33,5	35,6	47,8	4,5	4,0	4,4
49,3	45	39,6	488	564	658	39,7	38,4	47,6	5,4	4,3	4,3
54,3	50	44,4	473	547	638	55,5	57,8	74,9	7,5	6,5	6.8
59,8	55	49,2	447	516	604	63,8	67,5	85,3	8,6	7,5	7,8
65,2	60	53,9	419	484	567	75,5	85,5	105,0	10,2	9,5	9,6
70,4	65	58,7	399	463	542	79,0	82,6	109,5	10,7	9,2	10,0

(1) 2σ = double de l'écart-type.
(2) 1 jour moyen de floraison = 7,4 actions de chaleur, Q_{10} = 3,0.
1 jour moyen de floraison = 9,0 actions de chaleur, Q_{10} = 3,5.
1 jour moyen de floraison = 11,0 actions de chaleur, Q_{10} = 4,0.
(*) Quantité optimale d'actions de froid.

de la floraison en fonction de quantités croissantes d'actions de froid. Des quantités optimales d'actions de froid sont ainsi nettement mises en évidence. Pour un même cultivar, les quantités optimales des différents Q_{10} envisagés sont équivalentes ou très voisines. Le choix de la valeur du Q_{10} a cependant une influence sur la précision de la détermination de ces quantités : les Q_{10} de 3,0 et 3,5 donnent les meilleures précisions. Pour un Q_{10} déterminé, la valeur de la quantité optimale est par contre toujours plus faible pour « Polonais » (35 actions de froid à $Q_{10} = 3{,}5$) que pour « Canino » (45, $Q_{10} = 3{,}5$).

Nous ne retirerons pas de ces résultats de conclusions définitives étant donnée l'insuffisance du nombre d'années d'observations pour une étude en un seul milieu climatique. Toutefois ils font apparaître, pour « Polonais » comme pour « Canino » sous le climat de Manduel, une période précoce de satisfaction des besoins moyens en froid des bourgeons capables d'évoluer vers la pleine floraison. Cette période de levée de dormance serait plus précoce pour « Polonais » que pour « Canino », la quantité optimale de froid étant moins élevée pour « Polonais » que pour « Canino». Il en résulte que la floraison plus tardive de « Polonais » sous ce climat s'expliquerait par des besoins moyens en actions de chaleur plus élevés. Le nombre de jours entre cette levée de dormance et la pleine floraison serait de même plus élevé pour « Polonais » que pour « Canino », mais il varierait annuellement pour les deux cultivars en proportion inverse de l'action de chaleur journalière moyenne au cours de cette période (fig. 1).

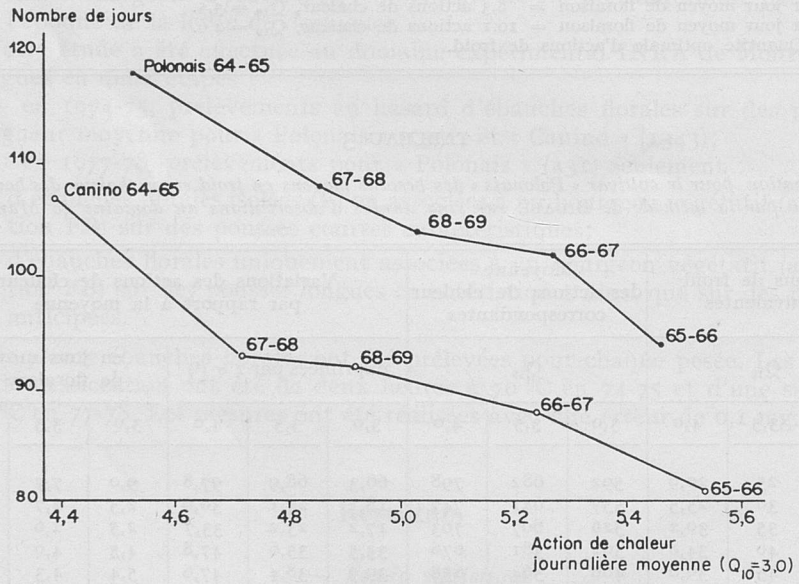


FIG. 1. — *Variations du nombre de jours entre la date de levée de dormance, déterminée par la méthode de* BIDABÉ, *et la date de pleine floraison en fonction de l'action de chaleur journalière moyenne au cours de la période 1964-69 à Manduel.*

Année		64-65	65-66	66-67	67-68	68-69
Levée de dormance	« Polonais »	26-11	30-11	25-11	3-12	1-12
	« Canino »	3-12	11-12	4-12	10-12	11-12
Pleine floraison	« Polonais »	24- 3	4- 3	7- 3	20- 3	15- 3
	« Canino »	20- 3	2- 3	2- 3	12- 3	13- 3

2. — *Étude expérimentale*

Pour un type de pousse déterminé une aptitude globale des bourgeons à réagir à une température de 20 °C s'observe pour les deux cultivars étudiés. Cette aptitude est cependant plus précocément acquise pour « Canino » que pour « Polonais ». Par contre l'état de développement dans les conditions naturelles lors de cette réaction est moins avancé pour « Canino » que pour « Polonais » (fig. 2).

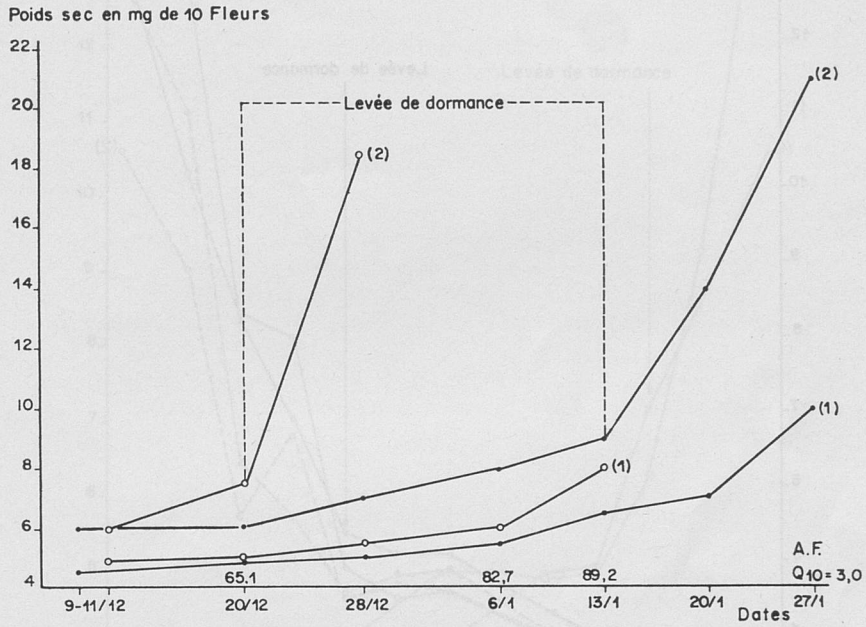


FIG. 2. — *Détermination de la levée de dormance sur des pousses de longueur moyenne par la méthode de* TABUENCA (Montpellier-Fréjorgues, 1974-75).

(1) Mesures directes.
(2) Mesures après 8 jours à 20 °C.
A.F. : action de froid.
•——• Polonais.
○——○ Canino.

Pour le cultivar « Polonais », l'étude de cette aptitude sur les principaux types de pousses permet de distinguer le comportement des bourgeons sur pousses courtes d'une part, de celui des bourgeons sur pousses longues et anticipées d'autre part (fig. 3, 4 et 5):

— Dans une première phase de développement lent, les ébauches florales sur pousses longues et anticipées présentent une légère aptitude à se développer sous l'effet d'une température de 20 °C alors que les ébauches florales sur pousses courtes, soumises au même traitement, présentent au contraire une légère diminution de leur poids sec initial.

— Dans une deuxième phase de début de développement rapide des ébauches florales, on observe une inversion de la situation précédente. En effet les ébauches sur pousses courtes, placées en chambre climatisée, présentent alors une nette augmentation de leur poids sec qui met en évidence une période de levée de dor-

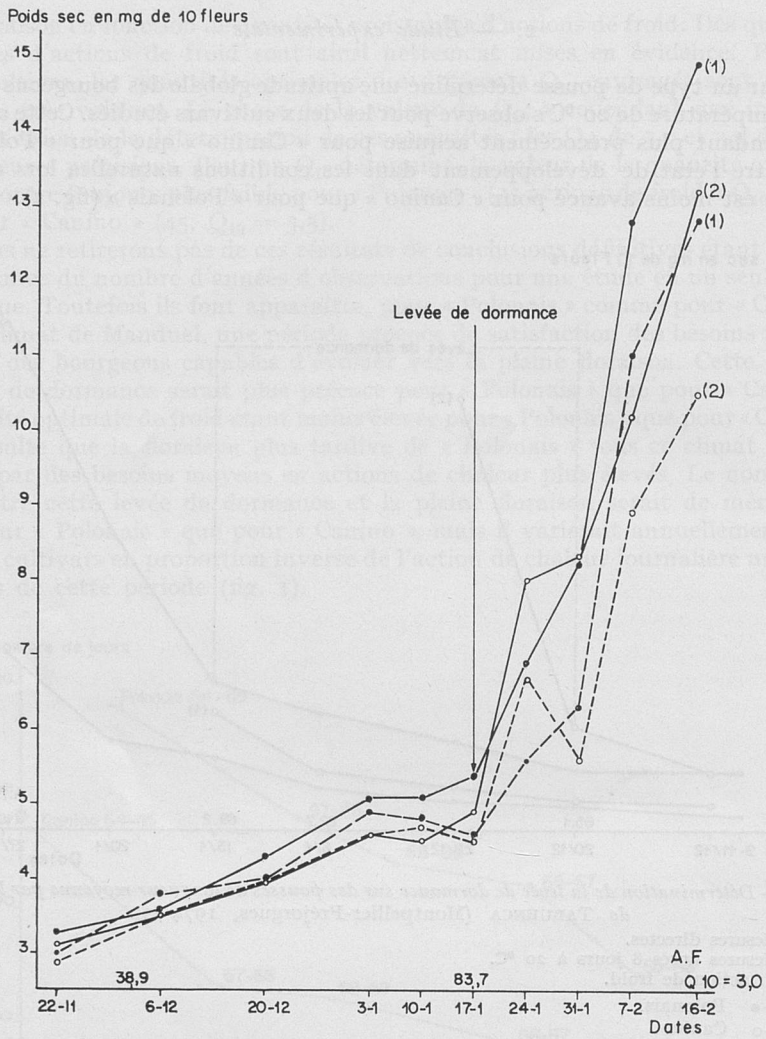


FIG. 3. — *Détermination de la levée de dormance sur des pousses courtes du cultivar « Polonais » par la méthode de* TABUENCA (Montpellier-Fréjorgues, 1977-78).

(1) Mesures directes.
(2) Mesures après 8 jours à 20 °C.
A.F. : action de froid.

●——● (1)
○——○ (2) Fleur isolée (F)

●----● (1)
○----○ (2) Fleur associée à un bourgeon végétatif (FB)

mance sur ces pousses. Nous pouvons remarquer que des ébauches isolées (F) ou associées à un bourgeon végétatif (FB) ont des comportements analogues malgré des différences de développement (estimées en poids sec) dans les conditions naturelles. Inversement les ébauches florales sur pousses longues et anticipées présentent à leur tour en chambre climatisée une diminution de leur poids sec.

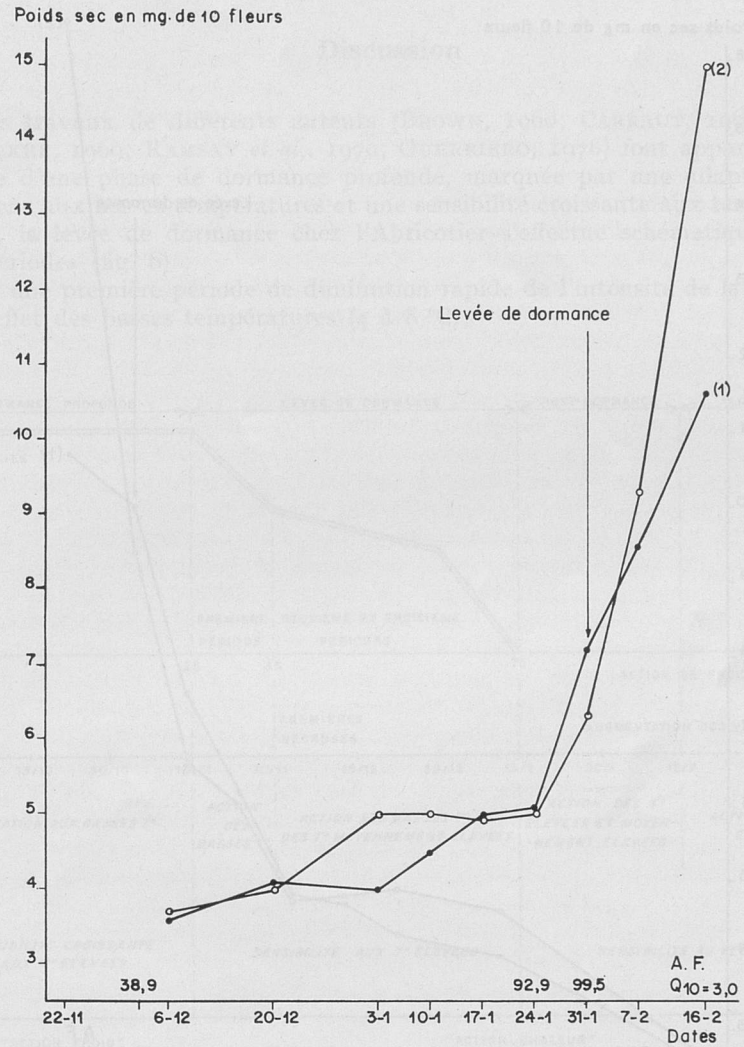


FIG. 4. — *Détermination de la levée de dormance sur des pousses anticipées du cultivar « Polonais » par la méthode de* TABUENCA (Montpellier-Fréjorgues, 1977-78).

A.F. : action de froid.
●——● (1) Mesures directes.
○——○ (2) Mesures après 8 jours à 20 °C.

— Dans une troisième phase, ces comportements s'inversent de nouveau. On observe en effet une nette diminution du poids sec pour les ébauches sur pousses courtes placées en chambre climatisée juste après leur levée de dormance. Cette diminution de poids s'accompagne de nécroses et de chutes de bourgeons. Par contre sur les pousses anticipées et longues on observe en définitive une levée de dormance suivie de la floraison d'un certain pourcentage de bourgeons en chambre climatisée (grande hétérogénéité de développement).

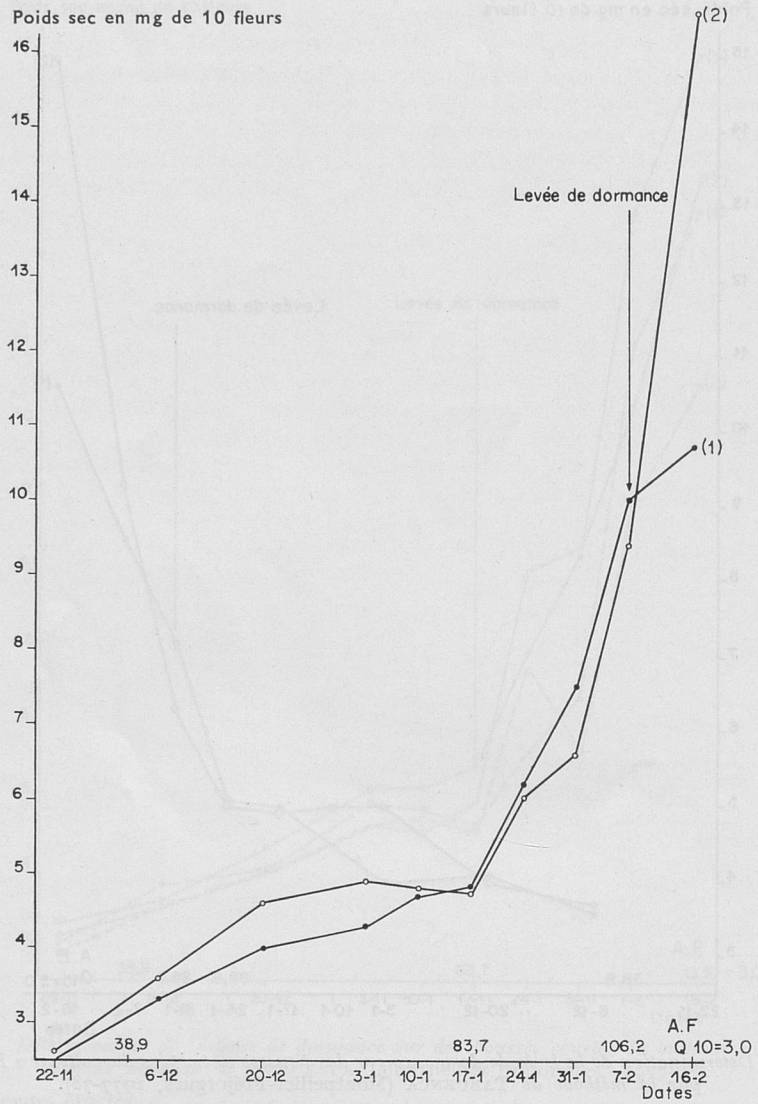


FIG. 5. — *Détermination de la levée de dormance sur des pousses longues du cultivar « Polonais » par la méthode de* TABUENCA (Montpellier-Fréjorgues, 1977-78).

A.F. : action de froid.
●——● (1) Mesures directes.
○——○ (2) Mesures après 8 jours à 20 °C.

On peut également remarquer que les quantités d'actions de froid correspondant aux périodes de levée de dormance mises en évidence dans cette étude sont nettement supérieures aux quantités optimales d'actions de froid mises en évidence dans l'étude statistique.

Discussion

Les travaux de différents auteurs (Brown, 1960; Carraut, 1968; Hatch et Walker, 1969; Ramsay *et al*,. 1970; Guerriero, 1976) font apparaître qu'à la suite d'une phase de dormance profonde, marquée par une adaptation des bourgeons aux basses températures et une sensibilité croissante aux températures élevées, la levée de dormance chez l'Abricotier s'effectue schématiquement en trois périodes (fig. 6) :

— une première période de diminution rapide de l'intensité de la dormance sous l'effet des basses températures (4 à 8 °C);

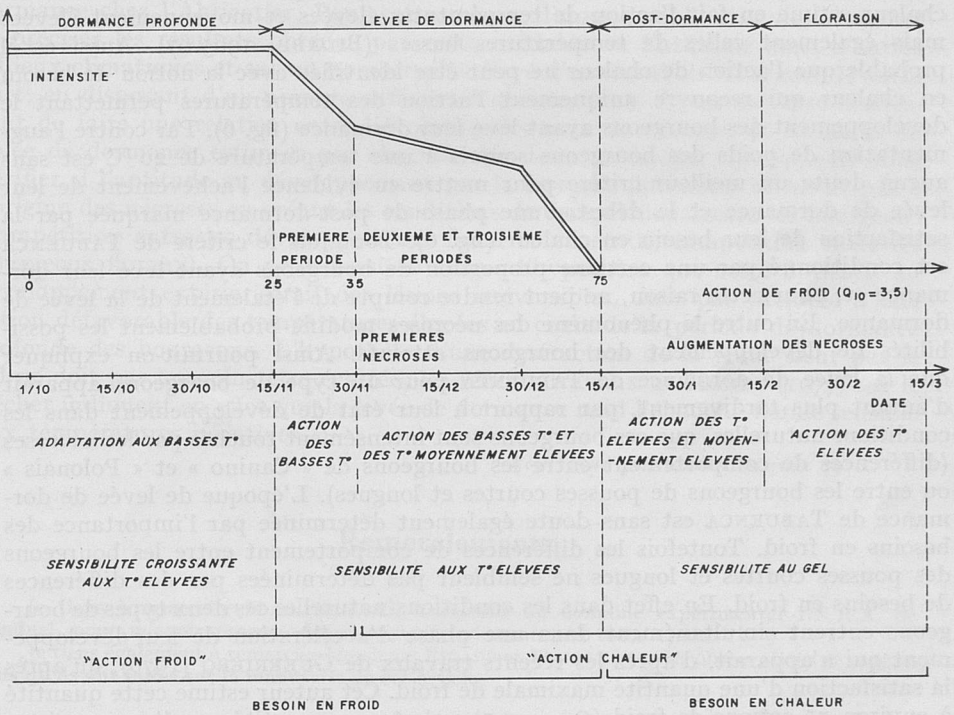


Fig. 6. — *Schéma interprétant l'évolution de la dormance en fonction de l'action des températures pour le cultivar « Polonais » sous le climat du littoral languedocien.*

— une deuxième période de diminution plus lente de la dormance proportionnellement aux quantités de froid reçues. Un début de développement des bourgeons est alors possible dans les conditions naturelles sous l'action conjuguée des températures basses et moyennement élevées;

— une troisième période de disparition rapide de la dormance. Les bourgeons deviennent alors capables de se développer rapidement sous l'action des températures élevées et moyennement élevées; les basses températures n'ayant un effet favorable que dans la mesure où elles lèvent encore des dormances résiduelles.

A partir de ce schéma comment interpréter les résultats obtenus? Notons tout d'abord que les caractéristiques climatiques de Nîmes et de Montpellier sont suffisamment voisines pour que l'on puisse comparer les résultats des deux études précédentes (le cultivar « Polonais » présente d'ailleurs des comportements très semblables dans ces deux milieux; CLANET et SALLES, 1974; LEGAVE, 1978). On peut ainsi constater que les périodes de levée de dormance ou les quantités de froid correspondantes ne coïncident pas d'une étude à l'autre. Par sa précocité la levée de dormance obtenue par la méthode de BIDABÉ pourrait mettre en évidence une première diminution de l'intensité de la dormance : la quantité optimale d'actions de froid (35 unités à $Q_{10} = 3{,}5$) correspondrait à une satisfaction partielle des besoins moyens en froid (fig. 6). Cette interprétation nécessite que l'action de chaleur associée à l'action de froid optimale estime jusqu'à la floraison des besoins en chaleur mais aussi des besoins en froid complémentaires assurant une levée complète de la dormance. Or nous pouvons remarquer que le calcul de l'action de chaleur estime en fait l'action de températures élevées et moyennement élevées mais également celles de températures basses (BIDABÉ, 1965-67). Aussi est-il probable que l'action de chaleur ne peut être identifiée avec la notion de besoin en chaleur qui recouvre uniquement l'action des températures permettant le développement des bourgeons ayant levé leur dormance (fig. 6). Par contre l'augmentation de poids des bourgeons soumis à une température de 20 °C est sans aucun doute un meilleur critère pour mettre en évidence l'achèvement de leur levée de dormance et le début d'une phase de post-dormance marquée par la satisfaction de leur besoin en chaleur (fig. 6). Toutefois le critère de TABUENCA est conditionné par une certaine proportion de bourgeons ayant levé leur dormance et, pour cette raison, ne peut rendre compte de l'étalement de la levée de dormance. En outre le phénomène des nécroses modifie probablement les possibilités de développement des bourgeons atteints. Ainsi pourrait-on expliquer que la levée de dormance de TABUENCA pour un type de bourgeons apparaît d'autant plus tardivement, par rapport à leur état de développement dans les conditions naturelles, que ces bourgeons sont intensément touchés par les nécroses (différences de comportement entre les bourgeons de « Canino » et « Polonais » ou entre les bourgeons de pousses courtes et longues). L'époque de levée de dormance de TABUENCA est sans doute également déterminée par l'importance des besoins en froid. Toutefois les différences de comportement entre les bourgeons des pousses courtes et longues ne semblent pas déterminées par des différences de besoins en froid. En effet dans les conditions naturelles ces deux types de bourgeons entrent simultanément dans une phase d'accélération de leur développement qui n'apparaît, d'après les récents travaux de GUERRIERO (1976), qu'après la satisfaction d'une quantité maximale de froid. Cet auteur estime cette quantité à environ 75 actions de froid ($Q_{10} = 3{,}5$) : c'est une quantité que l'on enregistre dans la première quinzaine de janvier sous les climats de Nîmes et Montpellier (fig. 6).

Remarquons par ailleurs que l'évolution de la levée de dormance semble déterminer l'augmentation du taux de nécroses :

— L'apparition des premières nécroses (fin novembre-début décembre) coïncide avec la satisfaction de la quantité optimale d'actions de froid (fig. 6).

— L'augmentation très sensible du taux de nécroses sur pousses longues que l'on observe vers la mi-février à Nîmes comme à Montpellier suit de quelques jours la levée de dormance de TABUENCA (fig. 6).

— En chambre climatisée une température de 20 °C provoque des nécroses et des chutes de bourgeons lorsque cette levée de dormance est réalisée.

Conclusion

L'étude précédente nous permet de conclure dans une première approche à la satisfaction des besoins en froid de l'ensemble des bourgeons du cultivar « Polonais » indépendamment des chutes de bourgeons observées, sous le climat du littoral languedocien. Des deux méthodes utilisées, la méthode expérimentale de TABUENCA est sans aucun doute la mieux adaptée à l'étude des anomalies de développement des bourgeons en permettant une approche directe de l'aptitude au développement. Les possibilités d'étude de cette méthode sont susceptibles d'être élargies par une diversification des températures utilisées et améliorées par l'utilisation d'enceintes climatiques. La méthode statistique de BIDABÉ semble apporter des données complémentaires sur le déroulement de la levée de dormance chez l'Abricotier. Pour cette raison, il nous semble utile de confirmer et préciser les résultats obtenus par cette méthode en l'utilisant dans d'autres milieux climatiques et sur un nombre plus élevé d'années d'observations. D'autre part, en disposant d'un nombre suffisant d'observations, il pourrait être intéressant de faire une relation entre l'évolution du taux de nécroses et les dates de levée de dormance estimées par chacune des deux méthodes. On pourrait ainsi vérifier si l'aptitude au développement par la levée de dormance ne serait pas à l'origine des nécroses en créant les conditions de compétitions entre les bourgeons (compétition entre les développements floral et végétatif, compétition entre les bourgeons floraux). On peut aussi envisager l'hypothèse que cette aptitude au développement extérioriserait des lésions irréversibles, dues par exemple à une action défavorable des températures élevées au cours de la période de dormance profonde des bourgeons. L'hypothèse d'une destruction de la jeune fleur par le gel ne doit pas non plus être écartée; les récents travaux de MONET (1977) sur le Pêcher indiquent en effet que la levée de dormance rend l'ébauche florale sensible aux températures négatives.

Reçu pour publication en juin 1978.

Remerciements

Je tiens à remercier Monsieur GALL, Directeur du domaine expérimental I.N.R.A. de Manduel, pour m'avoir procuré des documents nécessaires à cette étude.

Je tiens également à remercier Messieurs BIDABÉ et POUGET pour les observations et suggestions qu'ils ont faites sur le manuscrit de cet article.

Summary

Attempt at understanding of flower necroses before blooming on apricot tree in relation to a study of chilling requirements for breaking dormancy

A lack of chilling requirements for the breaking of dormancy is responsible for falls of flower buds on Apricot tree under certain climatic conditions. One consider this possibility for cultivar " Polonais " under climatic conditions prevailing in Nîmes and Montpellier areas. Two methods are used to study the breaking of dormancy:

— a statistical method for determining chilling requirements (BIDABÉ, 1963-67);

— an experimental method for determining bud capacity to develop (TABUENCA, 1964-68).

The results lead to the conclusion that the chilling requirements of " Polonais " are satisfied under climatic conditions of the study in spite of the observation of bud falls through flower necroses. Nevertheless the increase of necroses during bud rest seems to be subordinate to the decrease of dormancy. For this reason one may formulate the hypothesis that bud capacity to develop after breaking dormancy might be the direct cause of necroses.

Références bibliographiques

BIDABÉ B., 1963. Contrôle de l'époque de floraison du Pommier par une nouvelle conception de l'action des températures. *C. R. Acad. Agri.*, 934-945.

BIDABÉ B., 1965. L'action des températures sur l'évolution des bourgeons de l'entrée en dormance à la floraison. *Congrès Pomologique*, 96e Session, oct., 51-68.

BIDABÉ B., 1967. Action de la température sur l'évolution des bourgeons de Pommier et comparaison des méthodes de contrôle de l'époque de floraison. *Ann. Physiol. vég.*, **9** (1), 65-86.

BORDEIANU T. *et al.*, 1962. Étude concernant le repos d'hiver et le seuil biologique chez les bourgeons floraux d'Abricotier. *16th Int. Hort. Congress*, **1**, 238-239.

BROWN D. S. *et al.*, 1953*a*. The stage of development of Apricot flower buds in relation to their chilling requirement. *Proc. Am. Soc. hort. Sci.*, **61**, 110-118.

BROWN D. S. *et al.*, 1953*b*. The effects of irrigation on flower bud development and fruiting in the Apricot. *Proc. Am. Soc. hort. Sci.*, **61**, 119-124.

BROWN D. S., 1957. Growth of flower buds of Apricot, Peach and Pear during the rest period. *Proc. Am. Soc. hort. Sci.*, **69**, 158-164.

BROWN D. S., 1960. The relation of temperature to the growth of Apricot flower buds. *Proc. Am. Soc. hort. Sci.*, **75**, 138-147.

CARRAUT A., 1968. Contribution à l'étude de la levée de dormance des bourgeons à fleur de l'Abricotier. *Acta Horticulturae, IVth Int. Symposium on Apricots and Apricot culture*, **11** (3), 479-484.

CHANDLER W. H., 1957. *Deciduous orchards*. Third edition, London, Henry Kimpton, 492 p.

CLANET H. et SALLES J. C., 1974. Contribution à l'étude de la fructification de l'Abricotier dans des conditions climatiques différentes. *Ann. Amélior. Plantes*, **24** (2), 97-127.

COUVILLON G. A. et HENDERSHOTT C. H., 1974. A characterization of the « After-rest » period of flower buds of two Peach cultivars of different chilling requirements. *J. Amer. Soc. hort. Sci.*, **99** (1), 23-26.

CROSSA-RAYNAUD P., 1955. Effets des hivers doux sur le comportement des arbres fruitiers à feuilles caduques. *Ann. Service bot. agron. Tunisie*, **28**, 1-22.

EREZ A. et LAVEE S., 1971. The effects of climatic conditions on dormancy development of Peach buds. I. Temperature. *J. Amer. Soc. hort. Sci.*, **96** (6),711-714.

GUERRIERO R., 1976. Ricerche sull'azione delle basse temperature sull' evoluzione della dormienza nell'Albicocco. *Riv. Ortoflorofrutt. Ital.* **60** (6), 377-393.

HATCH A. H. et WALKER D. R., 1969. Rest intensity of dormant Peach and Apricot leaf buds as influenced by temperature, cold hardiness and respiration. *J. Amer. Soc. hort. Sci.*, **94**, 304-307.

HELLALI R. *et al.*, 1976*a*. Seasonal development of symptoms of non infectious bud-failure in Almond. *J. Amer. Soc. hort. Sci.*, **101** (5), 494-497.

HELLALI R. *et al.*, 1976*b*. Temperature sensitivity of a « genetic disorder » in clonally propagated cultivars of Almond. *HortScience*, **11** (1), 55-57.

KRICHÈNE R., 1976. *Contribution à l'étude de la nécrose physiologique du bouton floral du Chrysanthème*. Thèse de 3e cycle, E.N.S.H. Versailles et I.N.A. Tunis.

LANTIN B., 1973. Les exigences en froid des bourgeons du Cassis (*Ribes nigrum* L.) et de quelques Groseilliers (*Ribes sp.*). *Ann. Amélior. Plantes*, **23** (1), 27-44.

LAVEE S., 1973. External environmental factors and endogenous metabolism involved in the dormancy of deciduous fruit trees (Italien). *Riv. Ortoflorofrutt. Ital.*, 1° *parte*, **57** (3), 225-244, 2ª *parte*, **57** (4), 297-319.

LEGAVE J. M., 1975. La différenciation du bourgeon à fleur et le repos hivernal chez l'Abricotier. *Pomol. française*, **17** (9), 150-168.

LEGAVE J. M., 1978. Quelques aspects de nécroses florales avant la floraison chez l'Abricotier. *Ann. Amélior. Plantes*, 28 (3), 333-340.

MONET R. et BASTARD, 1971. Effets d'une température modérément élevée : 25 °C sur les bourgeons floraux du Pêcher. *Physiol. vég.*, **9** (2), 209-226.

MONET R. et BASTARD Y., 1977. Résistance au gel et évolution physiologique des bourgeons floraux du Pêcher. *Ann. Amélior. Plantes*, **27** (6), 717-728.

MODLIBOWSKA I., 1961. Sur les mécanismes du gel et de la reprise d'une vie normale au retour de la température ordinaire. *Bull. Soc. fr. Physiol. vég.*, **7**, 123-133.

POUGET R., 1966. Étude du rythme végétatif : caractères physiologiques liés à la précocité de débourrement chez la Vigne. *Ann. Amélior. Plantes*, (**16**) (1), 81-100.

POUGET R., 1972. Considérations générales sur le rythme végétatif et la dormance des bourgeons de la Vigne. *Vitis*, **11**, 198-217.

RAMSAY J. *et al.*, 1970. Seasonal changes in growth promoters and inhibitors in buds of Apricot. *J. Amer. Soc. hort. Sci.*, **95**, 569-574.

REGNARD J. L., 1975. Besoins en froid hivernal du Pêcher et conséquences physiologiques du manque de froid. *Compte rendu de la réunion du 7 avril de l'Association Climatologique du Gard*, Maison de l'Agriculture de Nîmes.

RICHARDSON E. A. *et al.*, 1974. A model for estimating the completion of rest for Redhaven and Elberta Peach trees. *HortScience*, **9** (4), 331-332.

RICHARDSON E. A. *et al.*, 1977. A statistical method of determining chill unit and growing degree hour requirements for deciduous fruit trees. *HortScience*, **12** (4), 347-348.

ROM R. et ARRINGTON E. H., 1966. The effect of varying temperature regimes on degree days to bloom in the « Elberta » Peach. *Proc. Amer. Soc. hort. Sci.*, **88**, 239-244.

TABUENCA M. C., 1964. Necesidades de frio invernal de variedades de Albaricoquero, Melocotonero y Peral. *Ann. Aula Dei*, **7** (3-4), 113-132.

TABUENCA M. C., 1968. Necesidades de frio invernal de variedades de Albaricoquero. *Ann. Aula Dei*, **9** (1), 10-24.

WEINBERGER J. H., 1950. Chilling requirements of Peach varieties. *Proc. Amer. Soc. hort. Sci.*, **56**, 122-128.

WEINBERGER J. H., 1954. Effects of high temperatures during breaking of the rest of sullivan Elberta Peach buds. *Proc. Amer. Soc. hort. Sci.*, **63**, 157-162.

RECOMMANDATIONS AUX AUTEURS

Le manuscrit doit être dactylographié sur papier format 21 × 29,7 avec un double interligne, au recto seulement. Chaque page sera numérotée et des feuilles *séparées* seront utilisées pour les références bibliographiques, les tableaux, les légendes des figures et graphiques, etc.

Au début de chaque mémoire, on indiquera : — *le titre du mémoire :* il ne devra pas comporter d'abréviations ni de formules chimiques (sauf pour les isotopes) ; — *le nom des auteurs,* précédé des initiales du prénom pour les hommes, du prénom complet pour les femmes; — *le nom des techniciens* ayant collaboré à l'étude relatée, précédé de la mention : avec la collaboration technique de...; — *le nom de l'établissement,* dans lequel ont été effectuées les recherches et son adresse.

Les mémoires seront rédigés, autant que possible d'après le plan ci-dessous :

a) *résumé :* (250 mots max.) suffisamment précis pour que sa lecture renseigne sur la nature du travail et son importance; b) *introduction* dans laquelle on indique l'objet des recherches entreprises en relation avec les travaux déjà effectués dans le domaine; c) *techniques expérimentales et matériel utilisé,* en donnant, sous une forme concise, tous les détails nécessaires pour que le lecteur puisse répéter les expériences; d) *résultats,* à présenter de la manière la plus brève possible; e) *discussion et conclusion ;* f) *titre et résumé* anglais ou destinés à être traduit en anglais comportant une analyse *complète* de l'article; g) *remerciements* pour les collaborateurs, les fonds, les dons...; h) *références bibliographiques.*

Les travaux originaux en anglais doivent présenter la même composition que les mémoires rédigés en français, mais ils comportent obligatoirement un résumé français *très complet.* Les figures, graphiques, tableaux et photographies seront sous-titrés en français.

Pour les autres documents (notes, mises au point, revues, rapports, etc.) l'auteur devra suivre un plan logique et le mettre en évidence par une titration appropriée.

Les références bibliographiques doivent être citées dans le texte de la manière suivante : (Dupont et Duval, 1954). Lorsque la référence comporte plus de trois auteurs, seul le premier auteur sera mentionné, suivi de *et al.* A la fin de l'article, les références constituant la bibliographie doivent être citées par ordre alphabétique des noms d'auteurs, et par ordre de dates pour un même auteur.

Pour les articles : le (s) nom (s) de (s) auteur (s) suivi (s) des initiales du (des) prénom (s); la date de parution de l'article; le titre de l'article (dans la langue originale pour l'allemand, l'anglais, l'italien, l'espagnol et en français dans tous les autres cas, avec indication entre parenthèses de la langue d'origine, sauf si l'auteur étranger a sous titré dans l'une des quatre langues mentionnées) : le titre du périodique en abrégé, selon la *World List of Scientific Periodicals,* ou le *Bulletin Signalétique du C.N.R.S.;* le volume; la première et la dernière page de l'article.

Pour les ouvrages : le nom de l'auteur avec les initiales du prénom; la date de l'édition; le titre complet de l'ouvrage dans la langue originale, sans abréviations (pour les langues utilisant des alphabets autres que l'alphabet latin, la traduction du titre sera donnée entre parenthèses, avec mention de la langue d'origine); le volume; la première et la dernière page du paragraphe se rapportant aux résultats discutés, et, si l'on cite l'ouvrage en entier, le nombre de volumes et le nombre total de pages; le numéro de l'édition s'il y en a plusieurs; le nom de l'éditeur; le lieu de l'édition. Si l'ouvrage est collectif, on indiquera en plus le nom de l'auteur du chapitre cité, le nom des rédacteurs principaux, précédé de la mention « in », le titre de l'ouvrage.

La mention de « communications personnelles » ou « données non publiées » etc. doit être faite entre parenthèses. Lorsque l'auteur a relevé une référence dans une revue d' « Abstracts, » le mentionner à la fin de la référence, entre parenthèses.

Les tableaux, dessins, graphiques, cartes, photographies, doivent être fournis à part. Les tableaux et figures doivent faire l'objet de deux numérotations distinctes, en chiffres arabes l'une et l'autre.

Les auteurs peuvent disposer leurs tableaux soit dans le sens de la largeur de la revue, soit dans le sens de la longueur. Dans le sens de la largeur, le total des signes et des espaces disponibles est de 100. Dans le sens de la longueur, il est de 155. Les tableaux en longueur, c'est-à-dire ceux pouvant disposer de 155 signes, ne seront admis que s'ils comprennent plus de 8 lignes de chiffres, de manière qu'une page entière de la revue ne soit pas occupée par un tableau très long et très étroit. Les graphiques ne doivent pas faire double emploi avec les tableaux.

Les légendes et les énoncés des graphiques et dessins doivent être dactylographiés sur une même feuille séparée et porter les numéros des figures.

Les graphiques, schémas, cartes, dessins d'appareils seront envoyés soit *à l'état définitif* soit *à l'état de projets,* leur exécution définitive étant confiée au Bureau de Dessin de l'I.N.R.A. Seules deux réductions à l'impression sont admises : *soit* × 0,5, *soit* × 0,25.

Il est rappelé que le format utile des *Annales* est : 12,5 × 19 cm; ces dimensions ne doivent pas être dépassées.

Photographies : Il est recommandé de fournir des épreuves bien contrastées sur papier blanc et de préférence en format 9 × 12. Si les photographies doivent être associées pour constituer des planches, on adoptera les normes suivantes : 2 photos : 9 × 12; 4 photos : 9 × 5,5; 6 photos : 5,5 × 5,5. Dans ce cas, chaque photo devra porter un numéro en chiffres arabes visible après clichage.

Les légendes des photographies doivent être dactylographiées sur une même feuille séparée et porter les numéros des figures.

Il est demandé d'indiquer sur le manuscrit, dans la marge, en regard du texte, l'emplacement souhaité des tableaux et figures.

Envoi du manuscrit : M. Rives, I.N.R.A., 11, rue Jean-Nicot, 75007 Paris, France. On demande trois exemplaires.

Correction des épreuves : les épreuves que les auteurs recevront à corriger sont à retourner, après correction à Mme Mandon, Station de Génétique et d'Amélioration des Plantes, C.N.R.A., 78000 Versailles.

Amélioration des plantes.

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

annales de l'amélioration des plantes

MINISTÈRE DE L'AGRICULTURE
I. N. R. A.
Centre de Recherches de RENNES
STATION D'AMÉLIORATION DES PLANTES
B.P. 29 - 35650 LE RHEU
Tél. : (99) 00.71.92

Bimestriel

1978

Vol. 28 - N° 6

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

Reproduction, même partielle, interdite sans autorisation des auteurs
et de l'Institut national de la Recherche agronomique
à l'exception des résumés

Ann. Amélior. Plantes, 1978, **28** (6), 609-622.

A comparative study of genetic effects in isogenic diploid and tetraploid plants of *Festuca pratensis* Huds(*).

2. — Leaf elongation and seedling growth studies

H. S. EASTON (*)

Station d'Amélioration des Plantes fourragères, I.N.R.A., 86600 Lusignan

Summary

Seedling development in isogenic diploid and tetraploid meadow fescue was compared in two experiments. Both levels of ploidy were shown to conform to the pattern of elongation of successive leaves discussed by EDWARDS (1967*a*). The greater tetraploid leaf length was due more to a higher linear rate of elongation than to an increase in its duration.

Tetraploids had lower relative growth rates than diploids but they declined less with time in the deteriorating autumn conditions. Increases in tiller number and leaf number on the main tiller showed similar trends.

The relations between different indices of growth were unaffected by the change in ploidy and the results are discussed in terms of changes of cell size and of time scale.

Introduction

Growth rates in seedlings of different ploidy levels have been compared in *Lolium* by BARCLAY and ARMSTRONG (1966) and by EVANS (1967). Tetraploids had lower relative growth rates. EASTON (1973) showed that tetraploid seedlings had larger leaves and tillers, but they were slower emerging.

In a previous paper (EASTON, 1977) it was reported that in a number of experiments with isogenic meadow fescue tetraploids had greater leaf lengths (15-20 p. 100), longer intervals between the emergence of successive leaves (phyllo-

(*) This series of papers presents work carried out under the direction of Professor Y. DEMARLY, and published in a thesis submitted to the Université de Paris-Sud, Centre d'Orsay for the degree of Docteur ès Sciences Naturelles. A summary has already appeared in this journal.

(**) Present address: Grasslands Division, DSIR, Palmerston North, New Zealand.

chron) (8-14 p. 100) and longer periods of elongation of single leaves (1-12 p. 100) than diploids. Tetraploid seed weights were also greater.

This paper reports a detailed study of leaf elongation and of plant growth and development for the same isogenic material of *Festuca pratensis*.

Seedling development and leaf growth in grasses

The seedling development of grasses has been reviewed by JEWISS (1965) and by GILLET (1970). Successive leaf buds formed on the apex elongate after a period of apparent quiescence, by intercalary meristematic activity and by cell elongation. The leaf meristematic zone is divided at an early stage into two sectors forming the blade and the sheath. The blade is elaborated distally as longitudinal files of cells are formed. As cells are displaced from the meristematic zone they elongate and reach maturity before they emerge from the surrounding sheaths. The sheath is the last section of the leaf to mature. BORRILL (1961) found with *Lolium temulentum* that the increasing length of successive leaves was a function of greater cell length.

Under constant environmental conditions the rate at which leaves appear is constant (SOPER and MITCHELL, 1956). EDWARDS (1967*a*, *b*) showed by serial dissection in two populations of *Lolium* that the constant linear rate of elongation of an emerged leaf could be used to estimate the time when rapid elongation had begun in the leaf primordium. EDWARDS was concerned only with the rapid measurable extension, and did not study the increase in mass and cell number in the initial phase when the primordium did not extend beyond the stem apex. His treatment is thus quite different to that of WILLIAMS and RIJVEN (1965) who sought to apply an exponential model to the whole process of leaf formation.

EDWARDS further showed that there were always just two leaves elongating. A new leaf began to extend just when that two before it ceased (i.e. the previous leaf on the same side of the apex). A shorter phyllochron then imposed a reduced period of extension of a leaf, and thus a likely reduction in leaf length. COOPER and EDWARDS (1961) and EDWARDS and COOPER (1963) had previously reported a negative correlation between leaf length and rate of leaf appearance.

Materials and methods

Two experiments were conducted in autumn 1973. More tetraploid than diploid seedlings were grown and studied as it was feared that aneuploidy would compromise precision. Aspects of the plant material and methods used have been described by EASTON (1977).

Leaf elongation study

The first generation 5-parent synthetic populations (EASTON, 1977) were compared. Germinated seed was sown in early September and after eight days missing plants were replaced by others sown for this purpose. Careful transplantation at this stage did not check the seedlings.

Observations began fourteen days after sowing and continued until mid November when all plants had 6 adult leaves. Days of appearance of primary tillers and leaves on the main tiller were recorded, and each elongating leaf was measured daily. Tillers were counted on the day of emergence of the sixth leaf. At the end of the experiment shoot fresh weights were recorded, and these data have been published with those of other plants grown at the same time (EASTON, 1977).

Since aneuploidy was not the problem expected, boxes of tetraploid plants were taken at random to give the same number of individuals as diploid. Plants were excluded from analysis if their seventh leaves had not emerged before the first frost (25 p. 100 at each ploidy level). Micro-environmental and maternal effects would be partly responsible for slower growth. The improved precision is thought to justify the restriction of the population.

Data reported summarise observations on 15 individuals at each ploidy level. Coefficients of variation, although a little greater in tetraploids, are of similar magnitude at the two ploidy levels (EASTON, 1977). This has also been found by MANSAT *et al.* (1966) for C_0 clone pairs.

The mean measured length of each leaf was calculated for each day of its growth. Leaves 4-7 were treated as though tip emergence of all individuals occurred on the mean date. For leaf 3 the date of ligule appearance was standardised.

Seedling growth study

The third generation synthetic population (EASTON, 1977) was studied. Thirteen tetraploid and five diploid germinated seeds were sown on 6 September 1973 into each of 16 boxes. A second series was sown 5 days later. Missing plants were replaced on the eighth day.

A box was harvested on the 16th day and every third day thereafter until the experiment ended in early November. Tillers and leaves on the main tiller were counted, and fresh and dry weights of leaf sheaths and blades were recorded.

Linear and quadratic regressions with time of harvest means (for leaf number) or means of logarithms (for tiller number and dry weight) were fitted. The differential of the log dry weight regression gives the relative growth rate at any point (VERNON and ALLISON, 1963; RADFORD, 1967).

Results

Leaf elongation

Leaf growth is represented in figure 1. The linear extension of leaf length ceases very abruptly. For leaves 4-6 this would appear even more pronounced if one plant or a group of plants of identical growth rhythm were examined. The interplant variation in the period of leaf elongation attenuates the rate in the last 2-3 days.

Extrapolation to the time axis (EDWARDS, 1967*a*) to locate the beginning of leaf extension reveals a delay of 2-3 days before the leaf tip emerges.

Analysis of regression for leaf elongation, from tip emergence until the day

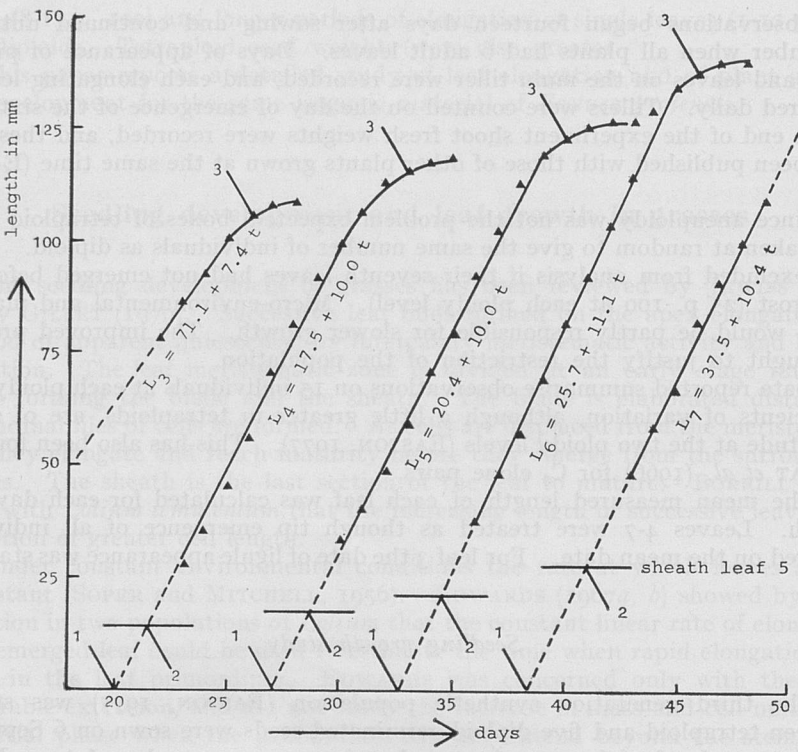


FIG. 1*a*. — *Growth of diploid leaves.*

Mean of 15 plants.
Days after 31 August 1973.
Sown 6 September.

1. Onset of growth.
2. Emergence from sheath.
3. Appearance of ligule.

TABLE I

Development of successive leaves and appearance of tillers : 1 regressions with time

	Coefficients of regression (days /leaf, tiller)
Diploids :	
Onset of elongation	5·99
Emergence from sheath	6.38
First seen	6.56
Appearance of ligule	6.58
Appearance of tiller.	7·76
Tetraploids :	
Onset of growth	6.79
Emergence from sheath	6.87
First seen	6.94
Appearance of ligule	6.97
Appearance of tiller.	7·76

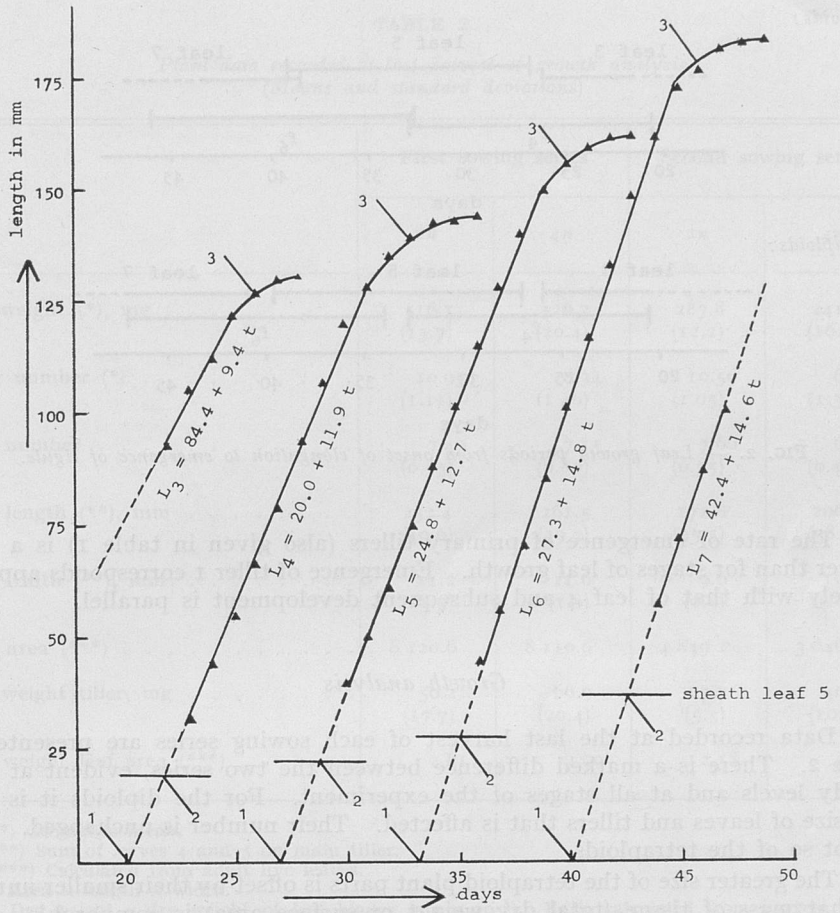


FIG. 1*b*. — *Growth of tetraploid leaves.*

Mean of 15 plants.
Days after 31 August 1973.
Sown 6 September.

1. Onset of growth.
2. Emergence from sheath.
3. Appearance of ligule.

before ligule emergence, gives significant tests for ploidy, leaf number and their interaction. Rate of elongation is greater for the diploids, and at both ploidy levels increases for successive leaves up to leaf 6, in spite of falling temperatures.

The rates at which successive leaves reached different stages are represented by coefficients of regression with time, in table 1. The diploid linear coefficients vary for different stages, the rhythm being more rapid for initiation of leaf elongation than for later points. For the tetraploids, slower in all respects, the variation between coefficients is not significant but follows the same trend.

The representation of leaf growth periods in figure 2 reveals the pattern discussed by EDWARDS (1967*a*). A leaf's elongation begins when that of the leaf two before it ceases. Relative to ligule appearance, the initiation of elongation is a little later in the tetraploids.

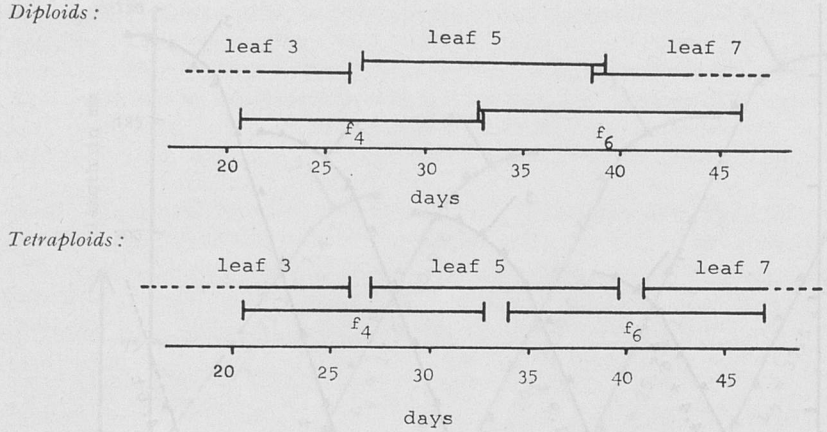


FIG. 2. — *Leaf growth periods from onset of elongation to emergence of ligule.*

The rate of emergence of primary tillers (also given in table 1) is a little slower than for stages of leaf growth. Emergence of tiller 1 corresponds approximately with that of leaf 4 and subsequent development is parallel.

Growth analysis

Data recorded at the last harvest of each sowing series are presented in table 2. There is a marked difference between the two series, evident at both ploidy levels and at all stages of the experiment. For the diploids it is only the size of leaves and tillers that is affected. Their number is unchanged. This is not so of the tetraploids.

The greater size of the tetraploid plant parts is offset by their smaller number so that mass of tissue (total dry weight or surface area) is comparable. Dry weight per unit area is greater in the tetraploids.

Growth of log dry weight is presented in figure 3. Linear and quadratic regression coefficients are given in table 3. Linear coefficients do not differ. Quadratic expression distinguishes the ploidy levels but not the sowing series. The diploids have a greater initial growth rate (linear term) but growth declines more rapidly (quadratic term). The tetraploids have a larger young seedling as indicated by the constant term.

The diploids have a higher relative growth rate for most of the growth period (table 4). However the diploid expression reduces faster with time and the limitations of the regression method based on an estimated polynomial are manifest in a negative calculated value at the last harvest.

The expression of growth as a function of degree-days increases the proportion of variation attributable to the linear term, and reduces but does not eliminate the quadratic term. There is an improvement in the precision of coefficients but the significance of their differences is unchanged.

Tiller number also increases exponentially. Regression coefficients (table 5) are not significantly different, except between ploidy levels in the first series alone. The same slowing with time is evident.

TABLE 2

Plant data recorded at last harvest of growth analysis
(Means and standard deviations)

	First sowing series		Second sowing series	
	2*n*	4*n*	2*n*	4*n*
Dry weight (*), mg	516.1 (13.7)	526.3 (20.4)	287.8 (12.2)	241.1 (16.6)
Tiller number (*)	10.95 (1.11)	8.34 (1.46)	10.59 (1.05)	6.16 (1.39)
Leaf number	7.40 (0.55)	7.15 (0.80)	7.60 (0.55)	6.69 (0.48)
Leaf length (**), mm	252.4 (49.6)	261.5 (39.7)	172.8 (25.5)	206.5 (38.0)
Leaf width (**), mm	11.2 (1.5)	11.6 (1.8)	9.6 (0.9)	10.5 (1.4)
Leaf area (***)	8 120.6	8 110.9	4 849.2	3 646.2
Dry weight/tiller, mg	50.2 (17.7)	66.9 (20.4)	27.7 (5.3)	40.5 (10.1)
Dry weight/leaf area (***)	2.61	2.99	2.58	3.18

(*) Geometric mean.
(**) Sum of leaves 4 and 5 on main tiller.
(***) Calculated from adult live leaves.
« Area »: length × width.
« Dry weight »: dry weight of leaf blades (mg × 10^{-5}). Ratio calculated from harvest totals.

TABLE 3

Coefficients of regression with time of log dry weight
t = 3 on first harvest day (16 days after sowing)

		Linear		Quadratic		
		a	*b*	*a*	b_1	b_2
First sowing series	2*n*	0.752	0.0755	— 0.075	0.167	— 0.00179
	4*n*	0.969	0.0698	0.687	0.102	— 0.00064
Second sowing series	2*n*	0.220	0.0688	— 0.470	0.152	— 0.00162
	4*n*	0.300	0.0681	— 0.260	0.131	— 0.00124

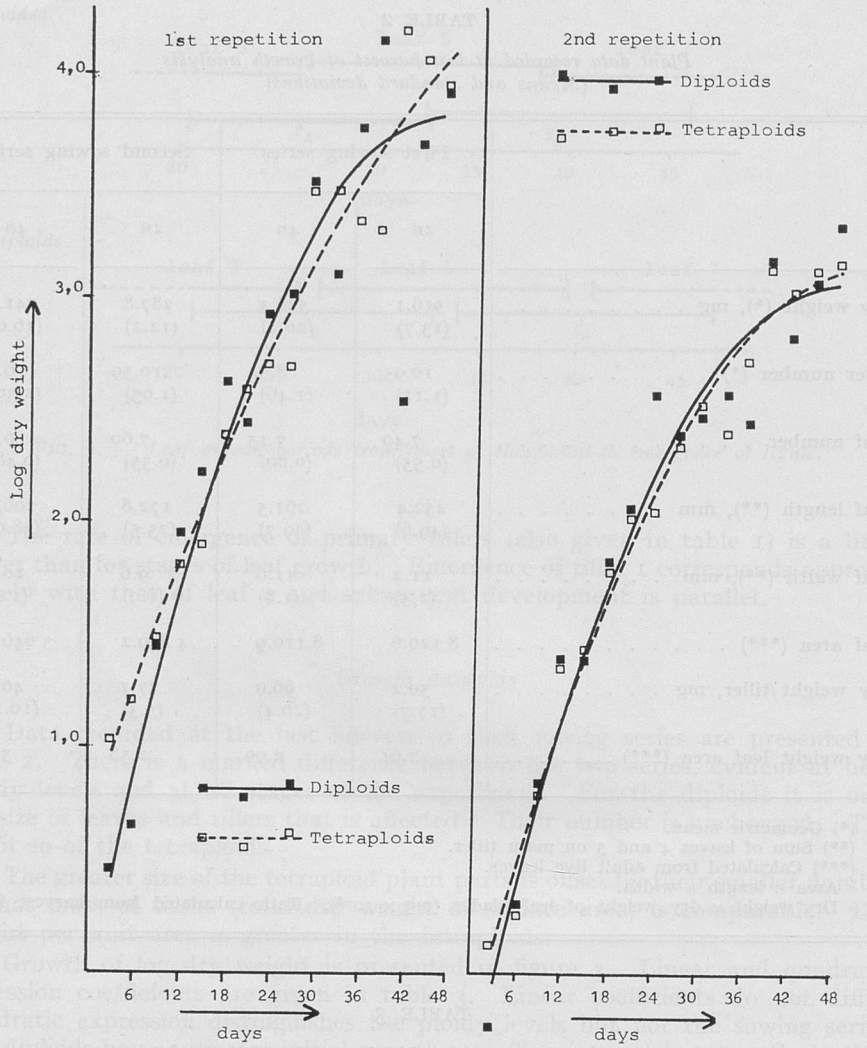


FIG. 3. — *Regression with time of log dry weight.*

TABLE 4

Relative growth rates at different harvest time (g/g/day)

Harvest	First sowing series		Second sowing series	
	2*n*	4*n*	2*n*	4*n*
1	0.156	0.098	0.142	0.124
5	0.113	0.082	0.103	0.094
10	0.060	0.064	0.055	0.057
16	— 0.005	0.041	— 0.004	0.012

TABLE 5

Coefficients of regression with time of log tiller number

		Linear	Quadratic	
		b	b_1	b_2
First sowing series	$2n$	0.405	0.905	— 0.0098
	$4n$	0.326	0.493	— 0.0033
Second sowing series	$2n$	0.403	0.659	— 0.0050
	$4n$	0.369	0.746	— 0.0074

TABLE 6

Dry weight per tiller (mg)

Harvest	First sowing series		Second sowing series	
	$2n$	$4n$	$2n$	$4n$
1	8.7	13.0	8.5	11.1
5	25.8	21.7	13.4	18.2
10	38.9	50.7	23.0	34.9
16	50.2	66.9	27.7	40.5

TABLE 7

p. 100 sheath in total leaf weight

Harvest	First sowing series		Second sowing series	
	$2n$	$4n$	$2n$	$4n$
1	29.6	31.3	23.6	24.7
5	31.8	32.1	33.0	30.8
10	38.7	36.8	36.3	36.2
16	41.4	40.4	43.9	40.0

As seen in the study of leaf elongation, the emergence of successive leaves is a nearly linear function of time (fig. 4). Linear coefficients of the ploidy levels do not differ significantly in the first sowing series but diploid leaves emerge more quickly in the second. Quadratic representation however effaces this differ-

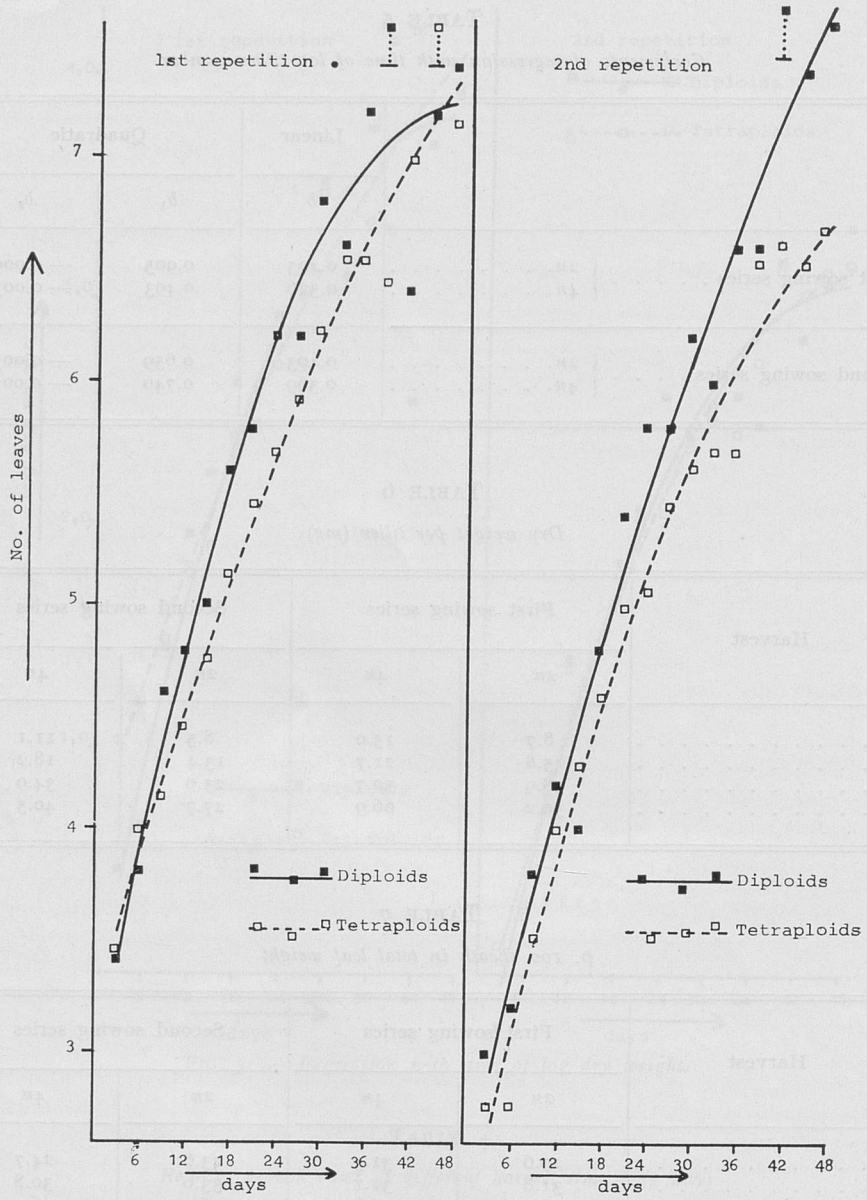


FIG. 4. — *Regression with time of number of leaves on the main tiller.*

ence in the second series and uncovers it in the first. Expression in terms of degree-days improves conformity to a straight line, but non-linearity is still significant.

Dry weight per tiller (table 6) is greater for the tetraploids and increases with time. The ratio of leaf sheath to total leaf weight is similar for the two ploidy levels and increases with time (table 7).

Discussion

The length of tetraploid leaves relative to diploid was previously noted to be greater than could be accounted for by the longer duration of extension of a leaf (EASTON, 1977). The greater rate of elongation recorded here confirms that observation, while the longer duration in the tetraploids reported previously is not evident in figures 1 and 2. The more rapid elongation but only slowly increasing period with successive leaves at either level of ploidy conforms with BORRILL'S (1961) observation that the increasing length of successive leaves is a function of cell size rather than number.

The strict linearity of leaf elongation is remarkable in that observations sum the lengths of sheath and blade. The data do not enable the identification of initiation of sheath elongation or the cessation of that of the blade. The former event must occur during the linear phase of growth as sheath length is greater than the increment of the last slowing phase of elongation. While the meristematic zones forming the two leaf parts are distinct, they do not seem to be under independent control.

Both experiments revealed the constant phyllochron, or linear emergence with time of successive leaves, conforming to all published results for the early life of grass seedlings (ANSLOW, 1966). The various stages of leaf development noted all showed this linearity, but later stages were reached at a slower rhythm. A slower rate of appearance of ligules than of leaf tips or initiation of elongation is reflected in the slowly increasing duration of leaf elongation.

There were always just two leaves extending on a shoot (fig. 2), as was observed by EDWARDS (1967*a*). EDWARDS used a possibly earlier estimate of growth onset (based on 3 days' growth only) and slightly later of cessation (end to measurable extension rather than ligule appearance), but within the level of precision of the estimates these data do conform with his observations. That the same phenomenon is noted in a different (though very similar) species supports EDWARDS' suggestion of a physiological relation.

EDWARDS found onset of elongation, relative to its cessation in the earlier leaf, to be a little later in a cultivar of *Lolium perenne* than in *L. multiflorum*, similar to the difference found here between tetraploid and diploid *F. pratensis*.

The smaller plants of the second sowing series in the growth rate study (table 2) are not accounted for by the poorer conditions of autumn sowing 5 days later. The difference was evident throughout the experiment. The log dry weight polynomial showed similar linear and quadratic terms for the two series but a higher constant term for the first, confirming that the difference was present from the beginning and due to some difference in establishment such as sowing depth or state of germinated seed.

The greater dry weight per unit area of the tetraploids may be due to a greater leaf thickness, or to a difference in the proportions of different leaf tissues (EVANS, 1967).

The relative growth rates estimated are smaller but of the same order as those reported for *Lolium* by BARCLAY and ARMSTRONG (1966) and by EVANS (1967), and the lower rate for tetraploids was also observed by these workers. The greater constant term of the tetraploids reflects the larger seed and embryo.

The declining growth rate, as expressed by the negative quadratic term for the various polynomials, must be in part due to temperature and light declining

throughout the experiment. Expressing growth as a function of degree-days reduced the non-linearity. It would be possible to seek a base temperature higher than 0°C which would minimise it, and admitting different base temperatures for the two ploidies (higher for the diploid) might eliminate the difference in this respect. However, such a procedure would suppose that other factors influencing growth rate were not important, and GILLET (1970) claims that 0°C is a correct base temperature for *F. pratensis*.

Although the plants studied were very young, tissue did begin to senesce as the experiment proceeded, the ratio of the leaf sheath to blade (table 7) increased, so that mean photosynthetic efficiency declined, and plants began to shade one another. These factors must also have contributed to the decline in relative growth rates. The diploids developed faster and were thus « physiologically older » than the tetraploids and so were more affected.

The search for a polynomial expressing a gradually declining relative growth rate implies that growth is considered as a continuous process, affected by continuously changing factors. However, change in environment might pass through phases, marked for example by a temperature threshold, and even in young seedlings certain stages such as the onset of senescence in the oldest leaves can be identified. The rate of leaf elongation (fig. 1) increased in successive leaves in spite of the deteriorating environment, until leaf 7 when it fell.

The results of the two experiments described here indicate that the basic pattern of growth, as indicated by the elongation of successive leaves and by the increase in dry weight, leaf and tiller number, is not perturbed by the passage to tetraploidy. Studies on westerwolds ryegrass (EVANS, 1967), hybrid ryegrass (EASTON, 1973) and the isogenic meadow fescue of these studies (EASTON, 1977) have shown that at a given number of leaves on the main tiller, the number of tillers is the same at the two ploidy levels. The tetraploid exploits the potential tillering sites at the leaf axils as effectively as the diploid.

The differences between the two ploidy levels may all be explained as functions of cell size or of time scale. EVANS (1967) found for *Lolium multiflorum* var. *westerwoldicum* that the number of cells in the stem apex was not affected by the level of ploidy, although tetraploid cells were significantly larger.

However, the slower development rate of the tetraploids does not appear to originate in a difference in length of the cell cycle (YANG and DODSON, 1970).

Reçu pour publication en août 1978.

Acknowledgements

For the period of this work the author was on leave from Grasslands Division, D.S.I.R., New Zealaud, and receiving a National Research Advisory Council research fellowship. He is indebted to M. P. MANSAT, director of the Station d'Amélioration des Plantes Fourragères at Lusignan, who made available all the necessary material and facilities and allowed the analysis of his data; and to Professor Y. DEMARLY, Orsay, and M. A. GALLAIS, maître de recherches, I.N.R.A., Lusignan, who guided the work throughout.

Résumé

Étude comparative d'effets génétiques chez des plantes diploïdes et tétraploïdes isogéniques de Festuca pratensis HUDS.

II. — *Croissance de jeunes plantules et élongation des feuilles*

Deux expériences ont comparé le développement de jeunes plantules sur du matériel diploïde et tétraploïde de la Fétuque des prés. Le schéma d'élongation de feuilles successives discuté par EDWARDS (1967*a*) a été retrouvé aux deux niveaux de ploïdie. Un taux linéaire d'élongation plus élevé a été plus important que la durée d'élongation pour expliquer la plus grande longueur des feuilles tétraploïdes.

Les tétraploïdes ont eu des vitesses relatives de croissance moins élevées que les diploïdes, mais elles ont moins diminué avec le temps dans les conditions automnales qui se sont dégradées au cours de l'expérience. Les augmentations du nombre de talles et du nombre de feuilles sur la talle principale ont manifesté des tendances similaires.

Les relations entre les divers indices de la croissance n'ont pas été perturbées par le changement de ploïdie, et les résultats sont discutés en fonction de différences dans la taille des cellules et dans l'échelle du temps.

References

ANSLOW R. C., 1966. The rate of appearance of leaves on tillers of the gramineae. *Herb. Abstr.*, **36**, 149-155.

BARCLAY P. C., ARMSTRONG J. M., 1966. Certain aspects of chromosome number and seed size in induced tetraploid pasture plants. *Proc.* **10***th Int. Graasld Congr.*, 667-671.

BORRILL M., 1961. The developmental anatomy of leaves in *Lolium temulentum*. *Ann. Bot. N.S.*, **25**, 1-11.

COOPER J. P., EDWARDS K. J. R., 1961. The genetic control of leaf development in *Lolium*. 1. Assessment of genetic variation. *Heredity*, **16**, 63-82.

EASTON H. S., 1973. Performance of aneuploids in an autotetraploid ryegrass population. *N.Z. J. agric. Res.*, **16**, 35-37.

EASTON H. S., 1977. A comparative study of genetic effects in isogenic diploid and tetraploid plants of *Festuca pratensis* Huds. 1. Introduction, methodology and mean character differences. *Ann. Amélior. Plantes*, **27**, 563-576.

EDWARDS K. J. R., 1967*a*. Developmental genetics of leaf formation in *Lolium*. 1. Basic patterns of leaf development in *Lolium multiflorum* and *L. perenne*. *Genet. Res., Camb.*, **9**, 233-245.

EDWARDS K. J. R., 1967*b*. Developmental genetics of leaf formation in *Lolium*. 2. Analysis of selection lines. *Genet. Res., Camb.*, **9**, 247-257.

EDWARDS K. J. R., COOPER J. P., 1963. The genetic control of leaf development in *Lolium*. 2. Response to selection. *Heredity*, **18**, 307-317.

EVANS P. S., 1967. Aspects of growth and morphology of seedlings of diploid and tetraploid Western Wolths ryegrass (*Lolium multiflorum* Lam. var. *westerwoldicum*). *N.Z. J. Bot.*, **5**, 203-210.

GILLET M., 1970. *Sur quelques aspects de la croissance et du développement de la plante entière de graminée en conditions naturelles* : Festuca pratensis HUDS. Thèse, Fac. Sci., Poitiers, C.N.R.S. n° A.O. 2633, 120 p. + illust.

JEWISS O. R., 1965. Morphological and physiological aspects of the growth of grasses during the vegetative phase. In MILTHORPE F. L., IVINS J. D. *The growth of cereals and grasses*, 39-54. 12th Easter Sch. agric. Sci., Univ. Nottingham.

MANSAT P., PICARD J., BERTHOU F., 1966. Value of selection at diploid level before tetraploidization. *Proc.* **10***th Int. Grassld Congr.*, 671-676.

RADFORD P. J., 1967. Growth analysis formulae — their use and abuse. *Crop Sci.*, **7**, 171-175.

SOPER K., MITCHELL K. J., 1956. The developmental anatomy of perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.). *N.Z. J. Sci. Tech.*, A**37**, 484-504.

VERNON A. J., ALLISON J. C. S., 1963. A method of calculating nett assimilation rate. *Nature, Lond*, **200**, 814.

WILLIAMS R. F., RIJVEN A. H. G. C., 1965. The physiology of growth in the wheat plant. 2. The dynamics of leaf growth. *Aust. J. biol. Sci.*, **18**, 721-743.

YANG D. P., DODSON E. O., 1970. The amounts of nuclear DNA and the duration of DNA synthetic period (S) in related diploid and autotetraploid species of oats. *Chromosoma (Berl.)*, **31**, 309-320.

Ann. Amélior. Plantes, 1978, **28** (6), 623-636.

A comparative study of genetic effects in isogenic diploid and tetraploid plants of *Festuca pratensis* Huds (*).

3. — Theoretical model

H. S. EASTON (**)

Station d'Amélioration des Plantes fourragères, I.N.R.A., 86600 Lusignan

Summary

A genetic model is presented enabling the comparison of variances of isogenic diploid and tetraploid populations. Several cases are then examined. While under one simple hypothesis tetraploid variance is always less, with other types of gene action (e. g. simple dominance) tetraploid variance exceeds diploid for part of the range of allele frequency.

It is noted that while interactions between more than two alleles give non-zero values to higher order variances, their major quantitative effect is in increasing the additive or dominance variances.

The use of simplifying assumptions for the case of inbreeding is examined, and the pertinence of biallelic models discussed.

Introduction

The quantitative genetic theory of autopolyploids has now been studied for over 30 years (MATHER, 1949). However, the complexity of problems has inhibited development and published work either involves very large numbers of parameters (e. g. J. BOUFFETTE, 1966; GALLAIS, 1974*a*, *b*) or very restrictive hypotheses. LICHTER (1975) has compared diploid and tetraploid variation for a limited number of situations. This paper develops a model enabling the examination of a wider range of genetic cases.

(*) This series of papers presents work carried out under the direction of Professor Y. DEMARLY, and published in a thesis submitted to the Université de Paris-Sud, Centre d'Orsay for the degree of Docteur ès Sciences Naturelles. A summary has already appeared in this journal.

(**) Present address: Grasslands Division, D.S.I.R. Palmerston North, New Zealand.

Models in quantitative genetics

Quantitative genetic models may be considered as of two types (ROBERTSON, 1963; SCHNELL, 1973) which SCHNELL has termed metric and statistic. Metric models seek to represent the biological situation, parameters being associated with states of a locus. FISHER (1918), MATHER (1949) and their colleagues have made major contributions. Although FISHER (1918) considered multiallelism, subsequent work with metric models has generally assumed there are only two alleles per locus. Statistical models, developed notably by KEMPTHORNE (1954, 1957), are concerned with the mean effects of alleles and their combinations in a population, these effects depending in part on gene frequencies of which metric parameters are quite independent. Parameters of the statistical models may be expressed in metric terms and the two types are not exclusive. The statistical notion of the additive effect of a gene is due to FISHER (1918) who worked with a metric model. The types of model are addressed to different situations and different questions.

Metric models for autotetraploids have been developed by MATHER (1949), MATHER and JINKS (1971), LI (1957), DESSUREAUX (1959), OPSAHL (1964), KILLICK (1971) and HILL (1971). DESSUREAUX's model involves only two parameters for the five states of a locus with two alleles, so placing a severe restriction on gene interaction. MATHER and JINKS, OPSAHL and KILLICK have used a four-parameter model, thus :

genotype	A_4	A_3a	A_2a_2	Aa_3	a_4
phenotype	d	h_3	h_2	h_1	$-d$

LI and HILL used other four-parameter models. HILL (1976) also extended to autotetraploids the θ parameter of HAYMAN (1954, 1955), and EASTON (1976) has further developed this approach.

In this paper a metric model is used to examine allele interactions for different states of a locus and to determine their effects on the measurable statistical parameters.

Presentation of model

Instead of the model of MATHER and JINKS we may write:

genotype .	a_i^4	$a_i^3a_j$	$a_i^2a_j^2$	$a_ia_j^3$	a_j^4
phenotype .	$2d$	$d+3h+v+w$	$4h$	$-d+3h-v+w$	$-2d$

where d is associated with the presence of allele a_i:
h is associated with the interaction between alleles a_i, a_j;
v is associated with the difference between $a_ia_ia_j$ and $a_ia_ja_j$;
w is associated with the triplex and simplex states.

KEMPTHORNE's (1954) statistical model defines in a random mating population successive parameters of additivity and interaction according to a least squares

analysis of genetic variance. KEMPTHORNE (1955*a*) applied the method to autotetraploids and A. R. BOUFFETTE (1966), J. BOUFFETTE (1966) and GALLAIS (1967, 1974*a*) have considered non-panmictic and non-equilibrium cases, and admitted the occurrence of pseudo-equational segregation.

In the diploid case for two alleles of frequency p, q at a locus,

genotype . . .	a_ia_i	a_ia_j	a_ja_j
phenotype . . .	d	h	$-d$

the additive and dominance variances are respectively,

$$\sigma_A^2 = 2pq\{d - (p - q)h\}^2$$
$$\sigma_D^2 = 4p^2q^2h^2$$

The dominance variance is zero if $h = 0$.

For the tetraploid model presented, and in the absence of pseudo-equational segregation, the mean of the random mating population with alleles a_i, a_j of frequency p, q:

$$\mu = 2(p - q)d + 12pqh + 4pq(p - q)v + 4pq(p^2 + q^2)w$$

KEMPTHORNE's parameters may be expressed thus:

$$\alpha_i = qd' \qquad \alpha_j = -pd'$$
$$\beta_{ii} = -2q^2h' \qquad \beta_{ij} = 2pqh'$$
$$\beta_{jj} = -2p^2h'$$
$$\gamma_{iii} = -2q^3v' \qquad \gamma_{iij} = 2pq^2v'$$
$$\gamma_{ijj} = -2p^2qv' \qquad \gamma_{jjj} = 2p^3v'$$
$$\delta_{iiii} = -8q^4w \qquad \delta_{iiij} = 8pq^3w$$
$$\delta_{iijj} = -8p^2q^2w \qquad \delta_{ijjj} = 8p^3qw$$
$$\delta_{jjjj} = -8p^4w$$

where:

$$d' = d - 3(p - q)h - (1 - 6pq)v - (p - q)^3w$$
$$h' = h + (p - q)v + (p - q)^2w$$
$$v' = v + 2(p - q)w$$

These expressions may be transformed to those of LI (1957), HILL (1971) and GALLAIS (1977).

The additive variance . . . . . $\sigma_A^2 = 4pqd'^2$
The dominance variance . . . . . $\sigma_D^2 = 24p^2q^2h'^2$
The variance of interaction between three alleles. . . . . $\sigma_T^2 = 16p^3q^3v'^2$
The variance of interaction between four alleles . . . . $\sigma_Q^2 = 64p^4q^4w^2$

Note that $\sigma_Q^2 = 0$ *if* $w = 0$
$\sigma_T^2 = 0$ *if* $v = w = 0$
$\sigma_D^2 = 0$ *if* $h = v = w = 0$

Comparison of diploid and tetraploid variances

In order to more readily appreciate the comparison between diploid and tetraploid populations, the diploid model will be transformed thus:

genotype	a_ia_i	a_ia_j	a_ja_j
phenotype	$2d$	$6h$	$-2d$

$$\sigma_A^2 = 8pq\{d - 3(p - q)h\}^2$$
$$\sigma_D^2 = 144p^2q^2h^2$$

Several cases may now be considered.

1. — *Correspondence of genotypes*

A tetraploid population may have homozygote values identical to the isogenic diploid, with heterozygotes assuming phenotypes according to their allele content and wealth of bigenic interaction.

$$d_{4n} = d_{2n}$$
$$h_{4n} = h_{2n}$$
$$v = w = 0$$

The tetraploid variances,

$$\sigma_A^2 = 4pq\{d - 3(p - q)h\}^2$$
$$\sigma_D^2 = 24p^2q^2h^2$$

and higher order variances are zero.

In this simple case then, for all allele frequencies, the additive variance is halved by the passage to tetraploidy and the dominance variance divided by six. This was the type of situation considered by LICHTER (1975).

Alternatively, the additive variance will be the same at the two ploidy levels if the interval between the tetraploid homozygotes is extended by a factor of $\sqrt{2}$.

The additive proportion of genetic variance is greater in the tetraploids. The effect on heritability will depend on the size of the non-genetic variance, and whether it changes.

2. — *Complete dominance of one allele*

Diploid:

$$3h = d$$
$$\sigma_A^2 = 32pq^3d^2$$
$$\sigma_D^2 = 16p^2q^2d^2$$

Tetraploid:

$$2h = -v = 2w = d$$
$$\sigma_A^2 = 64pq^7d^2$$
$$\sigma_D^2 = 96p^2q^6d^2$$
$$\sigma_T^2 = 64p^3q^5d^2$$
$$\sigma_Q^2 = 16p^4q^4d^2$$

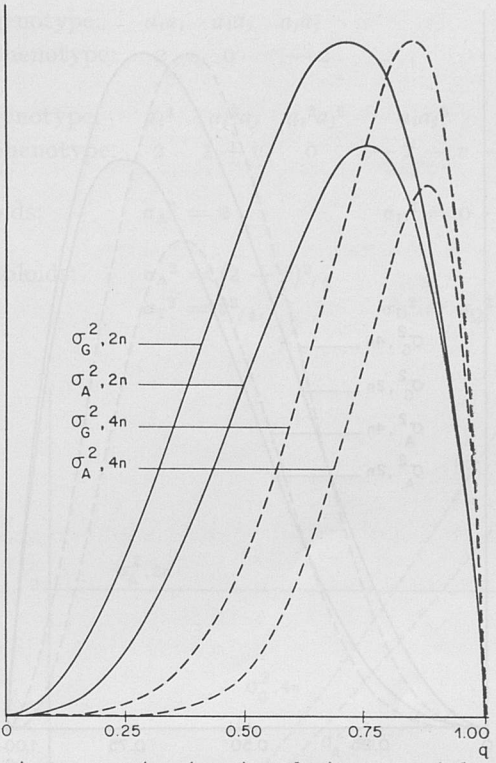


FIG. 1. — *Variances as a function of* q: *the frequency of the recessive allele. The case of simple dominance.*

The tetraploid variances increase more rapidly with q, the frequency of the recessive allele (fig. 1), and become greater than the diploid values when $q > 0.84$, 0.64 for additive and dominance variances respectively. Total tetraploid non-additive variance is greater than diploid dominance variance when $q > 0.57$. While $\sigma_A^2 > \sigma_D^2$ at the diploid level for all $q > 0.33$, this is not true for the tetraploids until $q > 0.6$. With σ_T^2 and σ_Q^2 also present, the additive proportion of total genetic variance is greater in the diploids than in the tetraploids, for all allele frequencies.

3. — *Duplex dominance*

One allele is dominant in the duplex state, but the recessive phenotype is expressed by both nulliplex and simplex (observed by STANFORD, 1959, for a leaf marker trait in *Medicago sativa*).

Diploids — as for case 2.

Tetraploids: $6h = 3v = -2w = 3d$

$$\sigma_A^2 = 576p^3q^5d^2$$
$$\sigma_D^2 = 96p^2q^4(2p - q)^2d^2$$
$$\sigma_T^2 = 64p^3q^3(p - 2q)^2d^2$$
$$\sigma_Q^2 = 144p^4q^4d^2$$

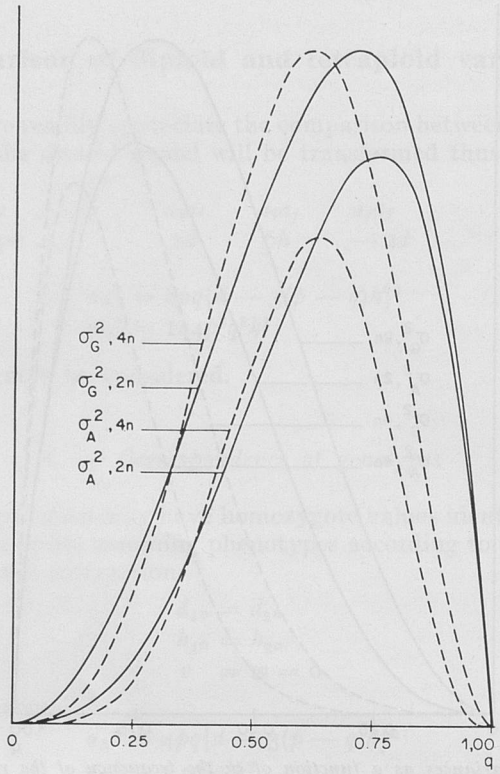


FIG. 2. — *Variances as a function of* q: *the frequency of the recessive allele. The case of duplex dominance.*

The tetraploid additive variance (fig. 2) is greater than the diploid for intermediate values of q ($0.38 < q < 0.62$), but the tetraploid dominance variance exceeds the diploid only if $q > 0.82$. Non-additive genetic variance is greater in the tetraploids for all $q > 0.27$.

The tetraploid ratio σ_A^2/σ_G^2 is greater than in the previous case unless $q > 0.83$.

Note also that:

$$\sigma_D^2 = 0 \text{ if } q = 0.67$$
$$\sigma_T^2 = 0 \text{ if } q = 0.33$$

4. — *Effect of « v » parameter*

Having studied the effect of varying allele frequencies for certain parameter values, let v vary in a population where:

$$p = q = 0.5;\ h = w = 0;\ d = 1$$

With $h = w = 0$, the term « dominance » is no longer appropriate.

Diploid	genotype:	$a_i a_i$	$a_i a_j$	$a_j a_j$		
	phenotype:	2	0	-2		
Tetraploid	genotype:	a_i^4	$a_i^3 a_j$	$a_i^2 a_j^2$	$a_i a_j^3$	a_j^4
	phenotype:	2	$1 + v$	0	$-1 - v$	-2

For the diploids: $\sigma_A^2 = 2$ $\sigma_D^2 = 0$

For the tetraploids: $\sigma_A^2 = (2 + v)^2/4$

$\sigma_T^2 = v^2/4$, $\sigma_D^2 = \sigma_Q^2 = 0$

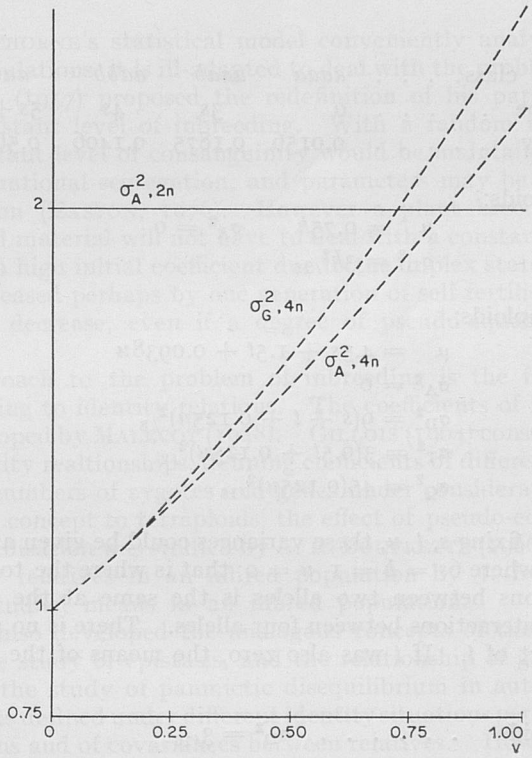


FIG. 3. — *Tetraploid variance as a function of the « v » parameter, for two equifrequent alleles.*

Total tetraploid variance exceeds diploid when $v > 0.73$; tetraploid additive variance alone exceeds it when $v > 0.83$ (fig. 3). These threshold levels of v increase as p and q move from equality.

It is of particular interest that the increase in tetraploid variance is mostly in the additive component, even though v is a parameter of interaction.

5. — *Multiallelism*

A further source of variation of tetraploids is in the presence of multiallelic genotypes. Consider the case of a population with four equi-frequent alleles, *a*, *b*, *c*, *d*, with equal additive effects but which interact. Phenotypes can be assigned thus:

Diploids:

genotype class	*aa*	*ab*
phenotype	0	*h*
frequency	0.25	0.75

Tetraploids:

genotype class	*aaaa*	*aaab*	*aabb*	*aabc*	*abcd*
phenotype	0	$3s$	$4s$	$5s + 2t$	$6s + 4t + u$
frequency	0.0156	0.1875	0.1406	0.5625	0.0938

For the diploids:

$$\mu = 0.75h \qquad \sigma_A^2 = 0$$
$$\sigma_D^2 = 3h^2/16$$

For the tetraploids:

$$\mu = 4.5s + 1.5t + 0.0938u$$
$$\sigma_A^2 = 0$$
$$\sigma_D^2 = 9(s + t + 0.125u)^2/8$$
$$\sigma_T^2 = 3(0.5t + 0.125u)^2/2$$
$$\sigma_Q^2 = 45(0.125u)^2/16$$

By arbitrarily fixing s, t, u, these variances could be given any chosen values. Consider the case where $6s = h = 1$, $u = 0$; that is where the total value attributable to interactions between two alleles is the same at the two ploidy levels, and there are no interactions between four alleles. There is no additive variance. Examine the effect of t. If t was also zero, the means of the two ploidy levels would be equal.

For the diploids . . . . . $\sigma_D^2 = 3/16$

For the tetraploids . . . . . $\sigma_D^2 = (1 + 6t)^2/32$

$$\sigma_T^2 = 3t^2/8$$

Tetraploid dominance and total variance will be greater than diploid variance if $t > 0.24$, $t > 0.22$ respectively. In the former case the phenotypes are:

Diploid:	genotype	*aa*	*ab*			
	phenotype	0	1			
Tetraploid:	genotype	*aaaa*	*aaab*	*aabb*	*aabc*	*abcd*
	phenotype	0	0.5	0.67	1.32	1.97

To give the same variance then will require tetraploid multiallelic phenotypes well outside the diploid range, and fixing some non-zero value for u would not change this conclusion. The presence of a greater number of alleles would enable equal variances at slightly lower levels of heterozygote advantage. With 10 alleles, dominance variances would be equal with $t = 0.15$, which would give tri- and tetragenic phenotype values of 1.13 and 1.60.

Again it is noteworthy that while t is a parameter of trigenic interaction, and gives the corresponding variance term a non-zero value, its major effect is in raising the lower order interaction, dominance, variance.

Inbreeding

While KEMPTHORNE's statistical model conveniently analyses the variance of equilibrium populations, it is ill-adapted to deal with the problem of inbreeding.

KEMPTHORNE (1957) proposed the redefinition of his parameters within a population of constant level of inbreeding. With a random mating tetraploid population a constant level of consanguinity would be maintained by a constant rate of pseudo-equational segregation, and parameters may be defined to apply to such a situation (EASTON, 1976). However a plant breeder working with artificial tetraploid material will not have to deal with a constant level of consanguinity, but with a high initial coefficient due to the duplex state of the colchicine treated stock, increased perhaps by one generation of self fertilisation, and which will subsequently decrease, even if a degree of pseudo-equational segregation occurs.

Another approach to the problem of inbreeding is the fractioning of the population according to identity relations. The coefficients of inbreeding and of kinship were developed by MALECOT (1948). GILLOIS (1964) considerably extended the notion of identity realtionships, defining cœfficients of different rank and order according to the numbers of zygotes and genes under consideration.

Applying this concept to tetraploids, the effect of pseudo-equational segregation under self-fertilisation was studied by A. R. BOUFFETTE (1966) and covariances between arbitrary relatives in an inbred population by J. BOUFFETTE (1966). GALLAIS (1967) studied means in an inbred population.

GALLAIS has also developed the analogous concepts of the link relationship (1974*b*), aiding the study of epistasis, and the relationship of gamete association (1974*a*), enabling the study of panmictic disequilibrium in autopolyploids.

The coefficients defined under different identity situations permit the expression of population means and of covariances between relatives. However, for a single inbred tetraploid locus without the problem of panmictic disequilibrium, there are 61 terms if all interactions are considered (J. BOUFFETTE, 1966).

GALLAIS (1976, 1977) has been able to identify principal components of these numerous correlated parameters for a large set of data, and alternatively to apply correspondence analysis. His data were thus more readily manipulated.

Alternatively, the genetic expressions may be simplified by *a priori* assumptions. One such is that higher order interactions between genes are nil. It is common for epistasis to be discounted. For tetraploids, interactions between 3 and 4 alleles might be ignored.

Another simplifying restriction that may be made on the genetic model is the assumption of only 2 alleles per locus.

The complications introduced by inbreeding are due to the non-zero expectations of such terms as:

$$E(\alpha_i\beta_{ii}),\ E(\alpha_i\gamma_{iii}),\ E(\alpha_i\gamma_{ijj}),\ E(\beta_{ij}\gamma_{ijj}),\ \ldots$$

Only terms involving an independent allele are expected to be zero, such as

$$E(\alpha_i\beta_{ij}),\ E(\beta_{ii}\gamma_{iij}),\ E(\beta_{ij}\gamma_{ijm}),\ \ldots$$

In the case of biallelism:

$$\begin{aligned}
E(\alpha_i\beta_{ii}) &= p(qd')(-2q^2h') + q(-pd')(-2p^2h') \\
&= 2pq(p^2 - q^2)d'h' \\
&= 2pq(p - q)d'h' \\
&= 0 \text{ if } p = q \\
E(\alpha_i\gamma_{iii}) &= p(qd')(-2q^3v') + q(-pd')(2p^3v') \\
&= -2pq(p^3 + q^3)d'v' \\
&\neq 0, \text{ even if } p = q \\
E(\beta_{ij}\gamma_{ijj}) &= p^2(-2q^2h')(-2q^3v') + pq(2pqh')(2pq^2v') + pq(2pqh')(-2p^2qv') \\
&+ q^2(-2p^2h')(2p^3v') \\
&= -4p^2q^2(p - q)(p + q)^2h'v' \\
&= 0 \text{ if } p = q
\end{aligned}$$

It may similarly be shown that when $p = q$, all terms in

$$\alpha\beta,\ \beta\gamma,\ \alpha\delta,\ \gamma\delta,$$

have zero expectation. Terms in

$$\alpha\gamma,\ \beta\delta$$

do not have zero expectation unless an allele is involved an unequal number of times. Thus:

$$E(\beta_{ij}\delta_{ijmm}) \neq 0$$

but

$$E(\beta_{ii}\delta_{ijjj}) = E(\beta_{ij}\delta_{iijj}) = 0,$$

Similarly:

$$\{E(\gamma_{iii})\}^2 = E(\delta_{iijj}\ \delta_{ijmm}) = \ldots = 0$$

Furthermore:

$$E(\beta_{ii})^2 = 4pq(p^2 - pq + q^2)h'^2$$

For $p = q$,

$$E(\beta_{ii})^2 = 4p^2q^2h'^2 = E(\beta_{ij})^2$$

Similarly:

$$\begin{aligned}
\{E(\beta_{ii})\}^2 &= \{2pq(p + q)h'\}^2 = 4p^2q^2h'^2 = E(\beta_{ij})^2 \\
E(\gamma_{ijj}\ \gamma_{imm}) &= E(\gamma_{iii})^2 = E(\gamma_{ijm})^2 \\
E(\delta_{ijmm}\ \delta_{ijnn}) &= \{E(\delta_{iijj})\}^2 = E(\delta_{iijj})^2 = E(\delta_{ijmn})^2 \\
E(\alpha_i\ \gamma_{iii}) &= E(\alpha_i\ \gamma_{ijj}) \\
E(\beta_{ii}\ \delta_{iiii}) &= E(\beta_{ii}\ \delta_{iijj}) = E(\beta_{ij}\ \delta_{ijmm})
\end{aligned}$$

These results, established independently by the author, have been shown by GALLAIS (personal communication and GALLAIS, 1977) to be true for all levels of ploidy.

Thus the variance of an inbred population and covariances between relatives within it may be expressed in terms of two simplified models.

1) Absence of interaction between more than two alleles, with terms in

$$E(\alpha_i)^2,\ E(\beta_{ij})^2,\ E(\beta_{ii})^2,\ E(\alpha_i\beta_{ii}),\ \{E(\beta_{ii})\}^2,\ E(\alpha\alpha_{i,m})^2,$$

2) Two equi-frequent alleles, with terms in

$$E(\alpha_i)^2,\ E(\beta_{ij})^2,\ E(\gamma_{ijm})^2,\ E(\delta_{ijmn})^2,\ E(\alpha_i\gamma_{ijj}),\ E(\beta_{ij}\delta_{ijmm})$$

to which may be added terms in epistasis. This model might be relaxed to allow inclusion of terms specific to the inbred state:

$$\{E(\beta_{ii})\}^2,\ \{E(\beta_{ii})\}\ \{E(\delta_{iijj})\},\ \{E(\delta_{iijj})\}^2$$

Discussion

The biallelic model proposed in this paper has the advantage that its four parameters (d, h, v, w) correspond with the four components of genetic variance. It has enabled the comparison of diploid and tetraploid variances for a range of definable cases.

The tendency of the tetraploid variance to be less than the diploid over much of the allele frequency range may be explained in non-mathematical terms by the greatly reduced occurrence of homozygotes. However, for certain allele frequencies, and in particular for the case of duplex dominance, tetraploid variances may equal or exceed the diploid. The additive proportion of total genetic variance will also change, depending on the type of gene action.

The changes of variance shown are in most cases simply a matter of changes in phenotype distribution within the same range. Two extensions of phenotype range are envisaged. The interval between the two homozygotes may be extended at the tetraploid level (a gene dosage effect). There is no evidence in the data of LUNDQVIST (1966) for such an increase in the range of homozygous phenotypes.

Case 5 examines another source of genetic variation, the extension beyond the diploid phenotype range of genotypes possessing 3 or 4 alleles at a locus. The loss of such genotypes has been suggested to account for the rapid loss of vigour following inbreeding of natural autotetraploids (BUSBICE and WILSIE, 1966) and LUNDQVIST (1966) showed double cross hybrids of induced tetraploid *Secale cereale* to be more vigorous than duplex single crosses.

In both cases 4 and 5 the higher order interactions under particular study give the trigenic variance, σ_T^2, non-zero value, but the greater part of the quantitative increase in variance is recovered in the additive or dominance component.

This should be considered in relation to using restrictive hypotheses to simplify genetic expressions. KEMPTHORNE's model is statistical and the least squares analysis applied minimises at each stage the remainder sum of squares and so associates as much variation as possible with the major effects and first order interactions. To discount higher terms is not to suppose no interactions between more than two alleles, but rather to consider them adequately accounted for by the lower order terms.

The hypothesis of only two alleles, adopted for much of this study and reintro-

duced as a second means of simplifying genetic expressions, has been severely criticised by KEMPTHORNE (1955*b*). A gene in the localised sense may have only two configurations as in populations descended from the mating of two homozygous lines. But such discrete loci are inaccessible to quantitative analysis. Quantitative genetic studies usually assume the absence of linkage, and this is appropriate only because the lengths of chromosome encompassing many point loci, which pass between generations in a genetic experiment, are perceived as « genes ». MATHER (1949) described as « effective factors » the relatively few genetic units revealed by quantitative analysis, and MATHER and JINKS (1971) claim that the few major loci described by THODAY (1961) and SPICKETT and THODAY (1966) as accounting for most of the variation in a quantitative trait are in fact groups of linked genes. DEMARLY (1968, 1977) has defined « linkats » as units of chromosome within which recombination is less frequent than in the spaces between. While biallelism might be admitted at the level of the point locus, it certainly cannot be for linkats made up of a series of segregating and occasionally recombining loci.

However, MATHER and JINKS and their colleagues have used the biallelic model to successfully describe the genetic variation of a number of populations. GALLAIS (1977) found the model to account for much of the observed variation in his data.

The different types of gene interaction investigated assuming biallelism in the earlier part of this paper have analogues in a situation with several alleles, and allele frequencies can vary in a similar manner. Recessive alleles can usefully be considered as a group in contrast to dominants. The comparisons effected under the biallelic model indicate the effects operating in the general case.

Reçu pour publication en août 1978.

Acknowledgements

For the period of this work the author was on leave from Grasslands Division, D.S.I.R., New Zealand, and receiving a National Research Advisory Council research fellowship. He is indebted to M. P. MANSAT, director of the Station d'Amélioration des Plantes Fourragères at Lusignan, who made available all the necessary material and facilities and allowed the analysis of his data; and to Professor Y. DEMARLY, Orsay, and M. A. GALLAIS, maître de recherches, I.N.R.A., Lusignan, who guided the work throughout.

Résumé

Étude comparative des effets génétiques chez des plantes diploïdes et tétraploïdes isogéniques de Festuca pratensis HUDS.

III. — *Un modèle théorique*

Un modèle génétique est présenté qui facilite la comparaison de variances de populations isogéniques diploïdes et tétraploïdes. Plusieurs cas sont examinés. Si sous une hypothèse simple, la variance tétraploïde est toujours moindre, avec d'autres modalités d'action génique (dominance simple) la variance tétraploïde peut être la plus importante, selon les fréquences alléliques.

Il est souligné que si les interactions entre plus de deux allèles apportent des valeurs non

nulles aux variances d'ordre élevé, leur effet majeur se retrouve en une augmentation des variances additive ou de dominance.

L'emploi d'hypothèses simplificatrices en cas de consanguinité est examiné, et nous discutons de la pertinence des modèles bialléliques.

References

BOUFFETTE A. R., 1966. *Contribution mathématique à la génétique des tétraploïdes.* Thèse, 3e cycle, Fac. Sci., Lyon, nº d'ordre 192, 74 p.

BOUFFETTE, J., 1966. *Expression de la covariance génotypique chez les tétraploïdes.* Thèse, 3e cycle, Fac. Sci., Lyon, nº d'ordre 193, 101 p.

BUSBICE T. H., WILSIE C. P., 1966. Inbreeding depression and heterosis in autotetraploids with application to *Medicago sativa* L. *Euphytica*, **15**, 52-67.

DEMARLY Y., 1968. La sélection des variétés synthétiques. *Proc.* **5***th Eucarpia Congress*, Milan, Sept. 1968, 269-295.

DEMARLY Y., 1977. *Génétique et amélioration des plantes.* Masson, Paris, 287 p.

DESSUREAUX L., 1959. Introduction to the autotetraploid diallel. *Can. J. Genet. Cytol.*, **1**, 94-101.

EASTON H. S., 1976. *Étude comparative d'effets génétiques chez des plantes diploïdes et tétraploïdes isogéniques de* Festuca pratensis HUDS. Thèse, Fac. Sci., Orsay, 202 p.

FISHER R. A., 1918. The correlation between relatives on the supposition of Mendelian inheritance. *Trans. Royal Soc. Edinburgh*, **52**, 399-433.

GALLAIS A., 1967. Moyennes des populations tétraploïdes. *Ann. Amélior. Plantes*, **17**, 215-227.

GALLAIS A., 1974*a*. Covariances between arbitrary relatives in autotetraploids with panmictic disequilibrium. *Genetics*, **76**, 587-600.

GALLAIS A., 1974*b*. Covariances between arbitrary relatives with linkage and epistasis in the case of linkage disequilibrium. *Biometrics*, **30**, 429-446.

GALLAIS A., 1976. An experimental check of quantitative genetics on an autotetraploid plant, *Medicago sativa* L., with special reference to the identity by descent relationship. In POLLAK E., KEMPTHORNE O., BAILEY T. B., *Proceedings of the International Conference on Quantitative Genetics* pp. 872, Iowa State Univ. Press., Ames, 519-540.

GALLAIS A., 1977. *Contribution à l'étude théorique et expérimentale de l'hétérosis chez une plante allogame autotétraploïde.* Thèse, Fac. Sci., Orsay, 341 p.

GILLOIS M., 1964. *La relation d'identité en génétique.* Thèse Fac. Sci., Paris, 295 p.

HAYMAN B. I., 1954. The theory and analysis of diallel crosses. *Genetics*, **39**, 789-809.

HAYMAN, B. I., 1955. The description and analysis of gene action and interaction. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.*, **20**, 79-86.

HILL R. R., 1971. Selection in autotetraploids. *Theor. Appl. Genet.*, **41**, 181-186.

HILL R. R., 1976. Response to inbreeding in alfalfa populations derived from single clones. *Crop Sci.*, **16**, 237-241.

KEMPTHORNE O., 1954. The correlations between relatives in a random mating population. *Proc. Royal Soc. London*, B., **143**, 103-113.

KEMPTHORNE O., 1955*a*. The correlations between relatives ina simple autotetraploid population *Genetics*, **40**, 168-174.

KEMPTHORNE O., 1955*b*. Discussion of HAYMAN's paper. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.*, **20**, 84-86.

KEMPTHORNE O., 1957. *An introduction to genetic statistics.* John Wiley and Sons. Inc., New York, 545 p.

KILLICK R. J., 1971. The biometrical genetics of autopolyploids. 1. Generations derived from a cross between two pure lines. *Heredity*, **27**, 331-346.

LI C. C., 1957. The genetic variance of tetraploids with two alleles. *Genetics*, **42**, 583-592.

LICHTER R., 1975. Genetical aspects of different ploidy levels, especially autotetraploids with cross-pollinating plants. *Proc. Fodder Crops Section Eucarpia*, Zurich, April 1975, 21-33.

LUNDQVIST A., 1966. Heterosis and inbreeding depression in autotetraploid rye. *Hereditas*, **56**, 317-366.

MALECOT G., 1948. *Les mathématiques de l'hérédité*, Masson et Cie, Paris, 63 p.

MATHER K., 1949. *Biometrical genetics*, Methuen et Co. Ltd., London, 162 p.

MATHER K., JINKS J. L., 1971. *Biometrical genetics*. 2nd ed., Chapman et Hall Ltd, London, 382 p.

OPSAHL B., 1964. Contributions to the breeding methods of timothy (*Phleum pratense* L.). *Scientific reports Agric. Coll. Norway*, **43** (12), 86 p.

ROBERTSON A., 1963. Some comments on quantitative genetic theories. In HANSON W. D., ROBINSON H. F., *Statistical genetics and plant breeding*, Pub. 982, N.A.S., N.R.C., Washington D. C., 108-114.

SCHNELL F. W., 1973. Modèles génétiques en vue de l'analyse de l'hérédité à facteurs multiples des plantes cultivées. *Acta Univ. Agric.*, **21**, 229-242. I.N.R.A. translation.

SPICKETT S. G., THODAY J. M., 1966. Regular responses to selection. 3. Interaction between located polygenes. *Genet. Res., Camb.*, **7**, 96-121.

STANFORD E. H., 1959. The zebra leaf character in alfalfa and its dosage dominance relationship. *Agron. J.*, **51**, 274-277.

THODAY J. M., 1961. Location of polygenes. *Nature, Lond.*, **191**, 368-370.

Ann. Amélior. Plantes, 1978, **28** (6), 637-666.

Amélioration des populations, méthodes de sélection et création de variétés

III. — Bases théoriques pour l'étude de la sélection récurrente réciproque

A. GALLAIS

Station d'Amélioration des Plantes fourragères, I.N.R.A., 86600 Lusignan

Résumé

En partant de la nature des unités sélectionnées (individus, familles) du critère de test (sur descendances pleins-frères ou demi-frères) et du degré de contrôle de la sélection sur les deux sexes, différentes méthodes de sélection inter-populations (à 2, 3, 4 populations...) (déjà connues ou non) peuvent être envisagées. Cette étude est limitée aux méthodes de sélection récurrente réciproque (SRR), en y incluant la sélection récurrente d'une population par rapport à un testeur constant. Une expression générale du progrès génétique est établie, et elle est ensuite appliquée aux différentes méthodes décrites. Les expressions permettront une première comparaison des méthodes sur la base de leur efficacité. La SRR individuelle est toujours plus efficace que la SRR familiale (sur descendances de familles), pour un même degré de contrôle de la sélection sur les deux sexes et sur les deux populations. En conclusion quelques éléments génétiques ou non, pour le choix des méthodes sont discutés, avec l'examen de quelques résultats expérimentaux sur Maïs.

Introduction

Pour exploiter au mieux la variabilité, l'amélioration des populations par sélection récurrente doit être l'axe central d'une stratégie de la création de variétés (GALLAIS, 1974, 1977*a*). Mais elle doit tenir compte du type de variétés à créer et des effets génétiques : les opérateurs tests ne seront pas les mêmes selon qu'il s'agit de tirer de la population de bonnes lignées pour leur valeur propre, de bons hybrides ou de bonnes variétés synthétiques (GALLAIS, 1978). La sélection récurrente intra-population peut être utilisée pour tous ces objectifs, mais s'il existe de fortes aptitudes spécifiques à la combinaison variétale, une sélection récurrente à plusieurs populations pourra être plus efficace : nous parlerons alors de *sélection récurrente inter-populations*. Dans ce qui suit, nous ne considérons que le cas où

l'on cherche à améliorer les performances en combinaisons hybrides de deux populations. Utilisée en vue de la création de variétés hybrides, le but de l'amélioration de la valeur en combinaison des populations, est d'augmenter les chances d'obtenir des lignées qui donneront de bons hybrides.

Dans la sélection récurrente intra-population, le progrès pour la valeur en croisement était jugé sur la population résultant de l'intercroisement des unités sélectionnées. Dans le cas de sélection récurrente inter-populations, le progrès doit être jugé au niveau de la population hybride résultant du croisement des populations obtenues après inter-croisement intra-population des unités sélectionnées. Cependant, pour une sortie vers la création variétale, utilisant directement les unités sélectionnées, il sera aussi intéressant de juger le progrès génétique réalisé à leur niveau.

Différentes approches théoriques des méthodes de sélection à deux populations ont déjà été réalisées (GRIFFING, 1962, 1963). Le but de cette mise au point est de présenter les différentes méthodes de sélection interpopulations, connues ou « imaginables » et à partir de principes déjà utilisés (GALLAIS, 1974, 1977), d'en donner d'une façon assez simple et directe les expressions correspondantes du progrès génétique qui pourront servir de base à une étude *a priori* de l'efficacité des principales méthodes. Cependant, ce problème de recherche des conditions d'efficacité maximum des différentes méthodes ne sera que partiellement abordé dans le cadre de cette étude.

Les différents types de sélection récurrente inter-populations

Comme pour les méthodes de sélection intra-population, ce sont la nature des unités sélectionnées et les critères d'appréciation de leur valeur qui vont permettre de classer les méthodes de sélection récurrente inter-populations :

— il peut y avoir 1, 2, 3, 4 (ou plus) *populations améliorées simultanément pour leurs aptitudes à la combinaison variétale* (GALLAIS, 1978); les sélections à deux voies seront adaptées pour le développement de variétés hybrides simples; les sélections à trois et quatre voies seront adaptées dans certaines situations (autopolyploïdie par exemple) pour le développement respectivement d'hybrides trois voies et d'hybrides doubles;

— les *unités sélectionnées* peuvent être des individus ou des familles; la sélection peut donc être individuelle, familiale ou combinée individu-famille;

— les apports génétiques des plantes mères peuvent être conservés par maintien en « elles-mêmes » de ces plantes (multiplication végétative, pérennité), ou par leur autofécondation ou par leur fécondation libre. L'autofécondation conserve bien les gènes étudiés, mais elle en modifie les arrangements et il y a risque de dérive; de plus chez les autopolyploïdes, elle induira une consanguinité au niveau de la population hybride. La fécondation libre dilue les combinaisons testées, mais, nous verrons qu'elle peut correspondre à des schémas ayant un cycle plus court;

— la sélection peut porter sur les deux sexes des unités intercroisées ou sur un seul; de même au niveau de la population hybride AB, la sélection peut n'avoir porté que sur une population, ou sur les deux simultanément (c'est-à-dire que dans ce dernier cas la population AB résulte du croisement d'unités sélectionnées en A et B);

Comme les populations sont améliorées pour leurs aptitudes à la combinaison variétale, elles sont toujours maintenues séparées, et les tests des individus ou des familles ne peuvent être que des *tests sur descendances*. Le *testeur* peut être *constant* ou variable, lorsqu'il est formé à partir des populations en cours de sélection (le terme « constant » est d'ailleurs mal adapté, car en fait le testeur n'est constant que sur une certaine période; il peut ensuite être remplacé par un autre testeur présentant une meilleure aptitude à la combinaison avec le matériel sélectionné).

Dans le cas de l'amélioration d'une seule population, avec testeur constant, à base très étroite (lignées homozygotes), on parle de sélection récurrente pour l'aptitude spécifique à la combinaison (SR-ASC) (HULL, 1945), cette terminologie étant toutefois à réserver pour la situation où le testeur entrera dans la création de l'hybride. Dans le cas d'un testeur à base large (hybride double par exemple), on parle parfois de sélection récurrente pour l'aptitude générale à la combinaison. Il s'agit là d'un abus de langage, car nous verrons que dans les deux situations, il y a en fait amélioration simultanée de l'aptitude générale et de l'aptitude spécifique à la combinaison. Il faudrait donc éviter d'utiliser une telle terminologie qui est ambiguë.

Lorsque la sélection porte sur deux populations, l'une étant testeur pour l'autre, la sélection est dite *réciproque* (SRR). Si les unités sélectionnées sont des individus, leur valeur peut être appréciée sur des *descendances de demi-frères* (SRR-HS)(*) (COMSTOCK, ROBINSON et HARVEY, 1949) ou sur des *descendances de pleins frères* (SRR-FS)(*) (HALLAUER, EBERHART, 1970) ou sur un index des 2 types de familles. Dans le cas de plus de deux populations, avec sélection individuelle, on peut retrouver ces mêmes types de descendances.

Il est encore permis de parler de sélection récurrente réciproque ou de sélection récurrente inter-populations, lorsque le testeur pour chaque population ou combinaison de population, est constant sur une certaine période et formé par du matériel (lignées, hybrides) issu de l'autre, ou des autres populations en cours de sélection, mais est remplacé au fur et à mesure de l'évolution de la sélection par un autre testeur ou combinaisons de testeurs susceptibles d'apporter un progrès sur le plan de l'aptitude à la combinaison variétale des populations.

Si la prolificité des plantes le permet, en vue de la création de variétés hybrides, dans tous les schémas de sélection individuelle envisagés, il est possible d'ajouter aux tests de valeur en combinaison, le test de valeur en autofécondation et de sélectionner selon un index de ces 2 valeurs (GALLAIS, 1977*a*) pour augmenter simultanément la valeur « propre » et la valeur en combinaison du matériel. Dans les cas de sélection familiale, il est possible d'autoféconder plusieurs plantes de la famille pour avoir une idée de sa valeur en autofécondation, mais il est aussi possible de remplacer l'autofécondation par des croisements frère × sœur à l'intérieur de la famille.

Dans le cadre de cette étude, nous nous limiterons aux méthodes à une et deux populations et nous ne discuterons pas des méthodes de sortie vers la création variétale. La création de lignées en vue de la création de variétés hybrides peut s'envisager à partir des unités sélectionnées par sélection généalogique ou haplo-diploïdisation, si cette technique est possible. La sélection généalogique doit alors se réaliser sous forme inter-population, à testeurs constants ou variables (les populations de lignées en cours de sélection). Ainsi, dans le cas de deux populations,

(*) Nous maintenons la terminologie anglaise HS pour demi-frères (half-sibs) et FS pour pleins frères (full-sibs), car nous la retrouverons dans les formules d'expression du progrès génétique pour représenter les covariances entre demi-frères (cov HS) ou entre pleins frères (cov FS), et nous avons voulu conserver à ces formules un sens presque international.

TABLEAU I

Classification des méthodes de sélection récurrente inter-populations

Une seule population : Sélection à testeur constant.

- Sélection individuelle :
  - avec conservation des plantes mères et sélection intra-population sur les 2 sexes(1) : SR-ASC (*),
  - avec fécondation libre des plantes mères (sélection intra-population sur un seul sexe) : sélection à testeur constant « épi à la ligne »(3).
- Sélection familiale :
  - familles demi-frères,
  - familles pleins frères.
- Sélection combinée individu-famille.

Deux populations : Sélection récurrente réciproque (SRR) : sélection deux voies.

- Sélection individuelle :
  - avec conservation des plantes mères et sélection intrapopulation sur les 2 sexes(1) :
    - sur descendances demi-frères (SRR-HS)*,
    - sur descendances pleins frères (SRR-FS)*;
  - avec fécondation libre des plantes mères (sélection intra-population sur un seul sexe) :
    - sélection sur une seule population(2) : SRR « épi à la ligne »(3),
    - sélection sur les deux populations(2) : SRR avec « semences demi-frères restantes »(4).
- Sélection familiale :
  - familles demi-frères :
    - sur descendances « demi-frères de familles »(5),
    - sur descendances « pleins frères de familles »(5);
  - familles pleins frères :
    - sur descendances « demi-frères de familles »(5),
    - sur descendances « pleins frères de familles »(5).
- Sélection combinée individu-famille.

Plus de deux populations : 3 populations : sélection trois voies,
4 populations : sélection quatre voies.
(Mêmes schémas que la sélection deux voies.)

La sélection à testeur constant, une seule population, est en fait un cas particulier de la sélection récurrente réciproque. De même, on peut introduire des testeurs constants dans les méthodes de sélection récurrente à trois ou quatre voies.

Un astérisque indique les méthodes ayant déjà été étudiées. Dans cette classification nous n'avons pas fait figurer les méthodes interpopulations à testeurs « constants » sur une période, et issus des populations en sélection; elles peuvent être considérées comme un cas particulier des méthodes ci-dessus.

(1) On peut aussi envisager le cas où la sélection ne porte que sur un sexe.

(2) Les deux populations peuvent toujours être améliorées simultanément. mais les croisements A × B résultent soit du croisement des unités sélectionnées d'une population avec des unités non sélectionnées (au même cycle) de l'autre population, soit du croisement d'unités sélectionnées des deux populations.

(3) Terminologie issue de la sélection maïs.

(4) La sélection est individuelle, mais ce sont les familles de demi-frères qui ont été sélectionnées qui sont recombinées (ce qui implique de conserver ces familles).

(5) Nous appelons demi-frères de familles, des individus ayant pour l'un de leurs parents des membres d'une même famille (pleins frères ou demi-frères); des pleins frères de familles résultent du croisement de 2 familles de même nature.

il est possible de réaliser une *sélection généalogique réciproque sur familles de demi-frères*, le testeur pour une population étant formé par le mélange des lignées en cours de sélection de l'autre population, ou une *sélection généalogique réciproque sur familles de pleins frères* (ce qui est le schéma proposé par HALLAUER (1967) ou sous une forme voisine par DEMARLY, (1972, 1977). Mais, il faut bien réaliser qu'il s'agit de méthodes de sortie vers la création variétale.

Structure d'un cycle de sélection et formulation générale du progrès

1. — *Les différentes étapes d'un cycle de sélection*

Toute sélection inter-populations est nécessairement une sélection sur descendance et a donc fondamentalement la même structure de cycle qu'une sélection sur descendance intra-population:

1. la réalisation du plan de croisement pour le test,
2. l'étude des descendances,
3. l'intercroisement intra-population des unités sélectionnées.

Les 2 premières opérations correspondent à l'opérateur de test $\mathcal{C}$; il peut inclure une phase de consanguinité et une certaine sélection (massale, familiale...) des unités qui entreront dans le plan de croisement. On peut d'ailleurs ajouter aux critères inter-populations des critères intra-population. La 3e opération peut être constituée par un ou plusieurs cycles d'intercroisement.

2. — *Notation utilisée*

Cas d'une sélection à deux populations A et B (fig. 1 et 2).

${}_{aa}P_n$: la population A obtenue par intercroisement des unités sélectionnées de la génération $(n - 1)$.

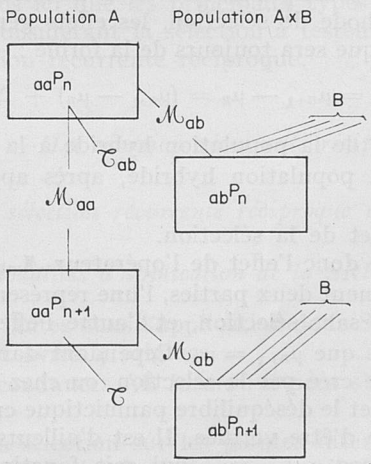


FIG. 1. — *Schéma de la sélection récurrente réciproque sur descendances demi-frères (SRR-HS) pour deux populations A et B. Seule a été représentée la sélection de A par rapport à B.*

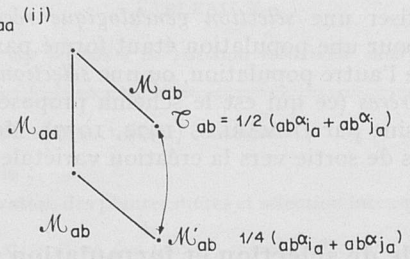


FIG. 2. — *Relation de parenté expliquant la covariance entre $\mathcal{C}(G)$ et $\mathcal{M}'(G)$, lorsque l'opérateur test $\mathcal{C}$ est la valeur en combinaison d'une plante de P_{aa} avec la population P_{bb} (et avec conservation des plantes testées).* i, j *représentent 2 allèles à un locus chez une plante retenue $G_{(ij)}$. La contribution de ces gènes à la descendance $_{ab}\mathcal{C}(G_{ij})$ est alors $1/2\ (_{ab}\alpha_{i_a} + _{ab}\alpha_{j_a})$ et leur contribution au niveau de $\mathcal{M}_{aa} \times \mathcal{M}_{ab}$ est $1/4\ (_{ab}\alpha_{i_a} + _{ab}\alpha_{j_a})$.*

$_{ab}P_n$: la population hybride résultant du croisement des populations $_{aa}P_n$ et $_{bb}P_n$.

$\mathcal{M}_{aa}$: l'opérateur intercroisement des plantes sélectionnées dans $_{aa}P_n$ pour produire $_{aa}P_{n+1}$; en toute rigueur, en appliquant cet opérateur à un génotype G_a particulier, il faudrait écrire $\mathcal{M}_{aa}(G_a)$, mais nous écrirons seulement $\mathcal{M}_{aa}$.

$\mathcal{M}_{ab}$: l'opérateur hybridation d'un génotype de A par un génotype de B.

$\mathcal{M}'_{ab}$: le produit des deux opérateurs précédents soit, $\mathcal{M}'_{ab} = \mathcal{M}_{aa} \times \mathcal{M}_{ab}$ pour $\mathcal{M}'_{ab}(G_a)$.

$\mathcal{C}_a$ la valeur génotypique d'une unité G_a selon le système de test $\mathcal{C}$ utilisé; une notation complète serait en fait de la forme $_{ab}\mathcal{C}(G_a)$.

$\mathcal{C}(P_a)$ sera alors la valeur phénotypique d'une unité sélectionnée selon le système de test $_{ab}\mathcal{C}$; nous la noterons P_a.

3. — *Expression générale du progrès génétique*

Par application des principes de prévision linéaire (GALLAIS, 1974, 1977), quels que soient la méthode de sélection, les effets génétiques et le niveau de ploïdie, le progrès génétique sera toujours de la forme :

$$\Delta G = \mu_{n+1} - \mu_n = (\mu_{n,1} - \mu_n) + \Delta G_S \qquad (1)$$

μ_n ou μ_{n+1} la valeur de la population hybride à la génération n ou $n+1$.

$\mu_{n,1}$ la valeur de la population hybride, après application de l'opérateur $\mathcal{M}_{ab}$ sans sélection.

ΔG_S représente l'effet de la sélection.

$\mu_{n,1} - \mu_n$ représente donc l'effet de l'opérateur $\mathcal{M}_{ab}$ sans sélection.

Il y a fondamentalement deux parties, l'une représentant l'effet des systèmes de reproduction utilisés, sans sélection, et l'autre l'effet direct de la sélection.

Il est souvent admis que $\mu_{n,1} = \mu_n$. Cependant dans le cas d'épistasie avec le déséquilibre de linkage créé par la sélection, ou chez les autopolyploïdes avec interactions entre allèles et le déséquilibre panmictique créé par la sélection, cette égalité n'a aucune raison d'être vérifiée. Il est d'ailleurs possible de donner une expression de la différence $\mu_{n,1} - \mu_n$, qui soit fonction des effets génétiques. Cette quantité ne sera nulle chez les diploïdes qu'en l'absence d'épistasie, et chez

les autopolyploïdes elle ne le sera que si toute la variance est de nature additive (GALLAIS, 1977*a*).

Dans ce qui suit nous ne considérons que l'étude de la partie du progrès due à la sélection ΔG_S.

Dans le cas de SRR, on peut écrire directement au niveau de la population hybride :

$$\Delta G = 1/2(\Delta G_{A_f B_p} + \Delta G_{B_f A_p})$$

$\Delta G_{A_f B_p}$ représentant le progrès au niveau de la population hybride AB avec A femelle (f) et B mâle (p); soit sur la base d'une prévision linéaire (additivité des apports génétiques) en représentant par $\Delta_f G_a (\Delta_p G_a)$ le progrès génétique dû à l'utilisation de la population A comme femelle (ou comme mâle) :

$$\Delta G = 1/2(\Delta_f G_a + \Delta_p G_a + \Delta_f G_b + \Delta_p G_b) \qquad (2)$$
$$= \Delta G_a + \Delta G_b \quad \text{avec} \quad \Delta G_a = 1/2(\Delta_f G_a + \Delta_p G_a)$$

$\Delta G_a (\Delta G_b)$ représente alors le progrès génétique dû à la population A, (B).

La contribution d'un sexe d'une population s'obtient par application du principe de prévision linéaire, en tenant compte de toute l'information connue sur la plante qui est croisée à l'autre population. Ainsi, avec la population A comme femelle, si un croisement A × B peut être relié à θ_a résultats de tests de descendances maternelles, nous aurons :

$$\Delta_f G_a = \theta_a \, {}_f S_a \frac{\mathrm{cov}_f \mathfrak{G}_a \, {}_f \mathcal{M}'_{ab}}{\mathrm{var} \, {}_f P_a}$$

${}_f\mathcal{M}'_{ab}$ représente la valeur attendue de la descendance d'un individu de A pris comme femelle, croisé à la population B prise comme mâle. Pour simplifier, nous supposerons dans ce qui suit qu'il n'y a pas de différences réciproques entre croisements.

Étude du progrès génétique

Nous n'envisagerons ici que les principaux types de sélection récurrente à deux populations, en considérant la sélection à testeur constant comme un cas particulier de la sélection récurrente réciproque.

1. — *La sélection récurrente réciproque*

1.1. *Cas général de la sélection récurrente réciproque individuelle*

1.11. *Différentes modalités d'application de la SRR individuelle*

Les principales variantes dans l'application de la SRR individuelle à 2 populations A et B peuvent avoir 4 origines :

— le type de descendances AB formé : il peut s'agir de pleins frères ou de demi-frères;

— le contrôle de la sélection sur les plantes intercroisées à l'intérieur d'une population pour former la génération suivante : la sélection peut ne porter que sur un seul sexe (sélection maternelle) ou sur les deux sexes;

— le mode de maintien des apports génétiques des plantes dont la descendance est étudiée : il peut s'agir d'une conservation de la plante elle-même (plante pérenne ou multiplication végétative), d'une conservation par autofécondation ou d'une conservation par fécondation libre;

— le mode de formation de la population hybride AB au cours du cycle de sélection : elle peut résulter du croisement soit d'unités sélectionnées d'une population avec des unités non sélectionnées de l'autre, soit d'unités sélectionnées des deux populations.

Cela ne conduit toutefois pas à $2 \times 2 \times 3 \times 2 = 24$ variantes, car certaines ne sont pas indépendantes entre elles. Ainsi la conservation par fécondation libre revient à ne faire porter la sélection intra-population que sur un seul sexe. Sans tenir compte de la nature des descendances, les variantes principales seront donc les suivantes :

1. conservation des plantes mères en elles-mêmes avec contrôle de la sélection sur 1 ou 2 sexes mais nécessairement 2 sexes dans le cas de plantes hermaphrodites (schémas 1 et 2, fig. 3).

2. conservation des plantes mères par autofécondation, ce qui entraîne le contrôle de la sélection sur les 2 sexes (schéma 3, fig. 3).

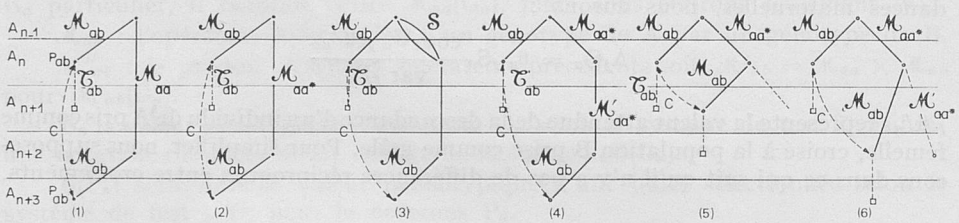


FIG. 3. — *Représentation schématique de différentes modalités de SRR individuelle dans la situation où la production de la population hybride P_{ab} par l'opérateur $\mathcal{M}_{ab}$ correspond aussi à la production des descendances par l'opérateur test $\mathcal{T}_{ab}$. $\mathcal{M}_{aa}$ est l'opérateur intercroisement intra-population entre unités sélectionnées, $\mathcal{M}_{aa}$* est le même opérateur, mais la sélection ne portant que sur un sexe (sélection maternelle). $\mathcal{M}_{aa}$* est l'intercroisement des familles de demi-frères issues de $\mathcal{M}_{aa}$* et qui ont été sélectionnées. S est l'opérateur autofécondation, C indique la parenté à la base de la covariance entre apparentés expliquant le progrès génétique. Les lignes horizontales séparent les générations (années pour une plante annuelle).*
Le schéma 1 est le schéma classique avec conservation des plantes en elles-mêmes et contrôle de la sélection sur les 2 sexes. Le schéma 2 et le schéma 5 sont identiques du point de vue génétique, mais ils diffèrent dans leur réalisation technique et correspondent en fait au schéma 1 avec contrôle de la sélection sur un seul sexe. Le schéma 3 correspond au schéma 1 mais avec conservation des plantes mères par autofécondation. Le schéma 4 avec fécondation libre des plantes mères n'est donné qu'à titre de transition avec le schéma 5; il demande 3 générations, alors que le schéma 5 n'en demande qu'une et n'entraîne un progrès génétique que 2 fois plus grand (voir texte). Le schéma 6 correspond au schéma 5, avec intercroisement des familles sélectionnées.

3. fécondation libre des plantes mères : dans ce cas on peut alors recombiner entre elles les familles de demi-frères correspondant aux descendances sélectionnées (schéma 4, fig. 3) et au niveau de la production de la population d'intercroisement $A \times A$, cela correspond à un contrôle de la sélection sur les 2 sexes. Mais l'ensemble des familles de demi-frères formées par fécondation libre intra-population, peut aussi être considéré comme formant la population d'intercroisement $A \times A$ (schéma 5, fig. 3) et à ce niveau la sélection ne porte que sur un sexe (sélection maternelle en général). Un avantage possible de ce schéma est que le cycle correspond à une

seule génération (soit un an pour une plante annuelle) alors que les autres schémas demandent 3 générations. Il implique que l'on puisse réaliser assez facilement deux types de croisements (intra- et inter-populations) sur la même plante. Il est l'équivalent de la sélection récurrente intra-population sur familles de demi-frères, avec fécondation libre des plantes mères (méthode un épi à la ligne — « ear-to row » chez le Maïs); il suffit de considérer que $\mathcal{M}_{ab} = \mathcal{M}_{aa}$ pour retrouver cette situation. Nous en donnons ci-dessous une description plus détaillée pour le cas d'une plante annuelle, et en ne considérant que la sélection de la population A par rapport à la population B :

— pour démarrer, une série de plantes de A est croisée à la fois avec la population A (intercroisement intra-population) et avec la population B;

— les descendances des croisements A × B sont étudiées (test) et en même temps les individus des descendances demi-frères A × A sont recroisés avec B et avec A (en fait, A × A); ne sont retenues pour tests et pour passage à la génération suivante de A que les descendances A × A des familles A qui ont été sélectionnées.

Si l'on attend d'avoir les résultats des tests pour réaliser les recroisements par B et A, le cycle passe à deux générations (2 ans pour une plante annuelle); cela revient à contrôler la sélection sur les 2 sexes (avec fécondation libre des plantes mères, schéma 6, fig. 3). C'est l'équivalent du schéma intra-population « half-sib selection with remnant seed ».

1.12. *Les paramètres génétiques pour la situation considérée*

Griffing (1962) et Stuber et Cockerham (1966) ont déjà défini les paramètres pour une population hybride. Mais les expressions générales des covariances entre apparentés n'ont pas été données par ces auteurs pour cette situation. Or, toutes les expressions de progrès génétique reposent sur l'expression des covariances entre apparentés. Nous donnerons donc ici quelques résultats importants pour ces expressions, avec l'hypothèse d'absence d'effets extra-chromosomiques :

Définition des paramètres

Soit i_a un gène appartenant à la population A et i_b un gène appartenant à la population B; la valeur $Y_{i_a i_b}$ d'un génotype $i_a i_b$ de la population hybride se décompose de la façon suivante :

$$Y_{i_a i_b} = {}_{ab}\mu + {}_{ab}\alpha_{i_a} + {}_{ab}\alpha_{i_b} + {}_{ab}\beta_{i_a i_b}$$

${}_{ab}\mu$, ${}_{ab}\alpha$, ${}_{ab}\beta$ représentant respectivement la moyenne de la population, les effets additifs et les effets de dominance. L'effet additif ${}_{ab}\alpha_{i_a}$ est la valeur en combinaison du gène i_a avec les gènes de la population B.

A chaque effet de ce modèle est associé une variance et nous poserons par analogie avec les notations classiquement utilisées pour une population :

$$2\mathrm{E}({}_{ab}\alpha^2_{i_a}) = {}_{ab}\sigma^2_{\mathrm{A}_a},\quad 2\mathrm{E}({}_{ab}\alpha^2_{i_b}) = {}_{ab}\sigma^2_{\mathrm{A}_b},\quad \mathrm{E}({}_{ab}\beta^2_{i_a i_b}) = {}_{ab}\sigma^2_{\mathrm{D}}$$

La variance génétique totale de la population hybride sera donc :

$$ {}_{ab}\sigma^2_{\mathrm{G}} = 1/2({}_{ab}\sigma^2_{\mathrm{A}_a} + {}_{ab}\sigma^2_{\mathrm{A}_b}) + {}_{ab}\sigma^2_{\mathrm{D}} \qquad (4)$$

La considération simultanée de plusieurs loci ne change rien à cette paramètrisation, en l'absence d'épistasie. En présence d'interactions entre gènes à des loci différents, limitées à des paires de loci, il faut introduire les effets d'épistasie additive × additive, additive × dominance, dominance × dominance. Nous nous

limiterons aux effets additif × additif qui sont les seuls à intervenir dans les expressions des covariances entre apparentés du type Cov $\mathfrak{G}_a\, \mathcal{M}_{ab}$ qui seront considérées. Pour un génotype $(i_a k_a i_b k_b)$ de la population hybride, la contribution de ces effets à la valeur du génotype sera :

$$aa(\alpha\alpha)_{i_a k_a} + ab(\alpha\alpha)_{i_a k_b} + ab(\alpha\alpha)_{i_b k_a} + ab(\alpha\alpha)_{i_b k_b}$$

Il faut donc définir 3 variances :

$$4\mathrm{E}_{ab}(\alpha\alpha)^2_{i_a k_a} = {}_{ab}\sigma^2_{\mathrm{AA}_{aa}},\quad 4\mathrm{E}_{ab}(\alpha\alpha)^2_{i_b k_b} = {}_{ab}\sigma^2_{\mathrm{AA}_{bb}},\quad 4\mathrm{E}_{ab}(\alpha\alpha)^2_{i_a k_b} = {}_{ab}\sigma^2_{\mathrm{AA}_{ab}} \qquad (5)$$

Si les covariances entre les différents effets génétiques définis au niveau de la population sont nulles, il n'en est pas de même des covariances de ces effets avec les effets correspondants intra-population.

Expression des covariances entre apparentés au niveau d'une population hybride

Dans le cas d'absence d'épistasie, en omettant pour simplifier la notation, la sommation sur l'ensemble des loci concernés, la covariance entre 2 génotypes quelconques de la population hybride a pour expression :

$$\begin{aligned}\mathrm{cov} = \mathrm{E}(\mathrm{Y}_{i_a i_b} - {}_{ab}\mu)(\mathrm{Y}_{j_a j_b} - {}_{ab}\mu) &= \mathrm{E}({}_{ab}\alpha_{i_a}\, {}_{ab}\alpha_{j_a}) + \mathrm{E}({}_{ab}\alpha_{i_b}\, {}_{ab}\alpha_{j_b}) \\ &\quad + 2\mathrm{E}({}_{ab}\alpha_{i_a}\, {}_{ab}\alpha_{j_b}) + \mathrm{E}(\beta_{i_a i_b}\, \beta_{j_a j_b})\end{aligned}$$

les autres espérances de produits de paramètres étant nulles par définition. D'où par application des principes de calcul des espérances déjà développés par GALLAIS (1970, 1974) :

$$\mathrm{cov} = [\varphi_{a(i/i)}\, \mathrm{E}({}_{ab}\alpha^2{}_{i_a}) + \varphi_{b(i/i)}\, \mathrm{E}({}_{ab}\alpha^2{}_{i_b})] + \varphi_{ab(ij/ij)}\, \mathrm{E}(\beta^2{}_{i_a j_b}) \qquad (6)$$

$\varphi_{a(i/i)}$ représente la probabilité de tirer 2 gènes identiques (un dans chaque zygote) sachant qu'ils viennent d'une population donnée. $\varphi_{ab(ij/ij)}$ est la probabilité que les 2 gènes nécessairement non identiques tirés dans un zygote soient identiques aux 2 gènes homologues tirés dans l'autre zygote.

Pour des individus demi-frères (parent A commun), $\varphi_{a(i/i)} = 1/2$ et $\varphi_{ab(ij/ij)} = 0$,

d'où $$\mathrm{cov}\ \mathrm{HS}_a = 1/2\ \mathrm{E}({}_{ab}\alpha^2{}_{i_a}) = 1/4\ {}_{ab}\sigma^2{}_{\mathrm{A}_a} \qquad (7)$$

Pour des individus pleins frères, $\varphi_{a(i/i)} = 1/2$ et $\varphi_{ab(ij/ij)} = 1/4$

d'où $$\mathrm{cov}\ \mathrm{FS} = (1/4)\ ({}_{ab}\sigma^2{}_{\mathrm{A}_a} + {}_{ab}\sigma^2{}_{\mathrm{A}_b}) + (1/4)\ {}_{ab}\sigma^2{}_{\mathrm{D}} \qquad (8)$$

L'expression de la variance se déduit d'ailleurs directement de (6) en calculant les coefficients de parenté d'un individu avec lui-même. Il est évident que dans ce cas :

$$\varphi_{a(i/i)} = \varphi_{ab(ij/ij)} = 1 \qquad \text{et que :}$$
$$ {}_{ab}\sigma^2{}_{\mathrm{G}} = (1/2)\ ({}_{ab}\sigma^2{}_{\mathrm{A}_a} + {}_{ab}\sigma^2{}_{\mathrm{A}_b}) + {}_{ab}\sigma^2{}_{\mathrm{D}} \qquad (9)$$

Dans les expressions (7, 8, 9) il suffit de faire $a \equiv b$ pour retrouver les résultats déjà connus d'une population panmictique.

Pour les termes d'épistasie additive × additive, la contribution à la covariance est :

$$\varphi_{a(ik/ik)}\ \mathrm{E}(\alpha\alpha)^2_{i_a k_a} + \varphi_{ab(ik/ik)}\ [\mathrm{E}(\alpha\alpha)^2_{i_a k_b} + \mathrm{E}(\alpha\alpha)^2_{i_b k_a}] + \varphi_{b(ik/ik)}\ \mathrm{E}(\alpha\alpha)^2_{i_b k_b}$$

soit :

$$\varphi_{a(ik/ik)}\,(1/4)\;{}_{ab}\sigma^2_{AA_a} + \varphi_{ab(ik/ik)}\,(1/2)\;{}_{ab}\sigma^2_{AA_{ab}} + \varphi_{b(ik/ik)}\,(1/4)\;{}_{ab}\sigma^2_{AA_b}$$

$\varphi_{(ik/ik)}$ est la probabilité pour que 2 gènes non homologues tirés dans un zygote soient identiques aux 2 gènes non homologues tirés dans un autre zygote, sachant que ces 2 gènes peuvent venir de la même population ou l'un de la population A et l'autre de la population B.

Pour des individus demi-frères, en l'absence de linkage :

$$\varphi_{a(ik/ik)} = [\varphi_{a(i/i)}]^2 = 1/4, \qquad \text{d'où}$$

$$\text{cov HS}_a = (1/4)\;{}_{ab}\sigma^2_{A_a} + (1/16)\;{}_{ab}\sigma^2_{AA_a} \qquad (10)$$

1.13. *Expression du progrès génétique en SR individuelle avec conservation des plantes mères*

Au niveau de la population hybride résultant du croisement des unités sélectionnées

En repartant de l'expression (3), cela correspond au cas de sélection sur les 2 sexes dans chaque population, avec $\theta_a = \theta_b = 1$, la covariance entre la valeur des plantes d'une population selon le système de test $\mathcal{T}$ et la valeur de leur descendance en croisement avec des plantes de l'autre population, est égale à la covariance entre demi-frères, et ceci pour les 2 méthodes, SRR-HS et SRR-FS :

$$\text{cov}\;\mathcal{T}_a\,\mathcal{M}_{ab} = \text{cov HS}_a = (1/4)\;{}_{ab}\sigma^2_{A_a} + (1/16)\;{}_{ab}\sigma^2_{AA_a} \qquad (11)$$

Mais, les variances phénotypiques sont différentes :

$$\text{var}\;{}_{ab}\text{P}_{\text{FS}} = \text{cov}_{ab}\text{FS} + \frac{1}{r}\left[\sigma^2_{\text{P}} + \frac{{}_{ab}\sigma^2_{\text{G}} - \text{cov}\;{}_{ab}\text{FS} + \sigma^2_f}{n}\right] \qquad (12)$$

$$\text{var}\;{}_{ab}\text{P}_{\text{HS}_a} = \text{cov}\;{}_{ab}\text{HS}_a + \frac{1}{r}\left[\sigma^2_{\text{P}} + \frac{{}_{ab}\sigma^2_{\text{G}} - \text{cov}\;{}_{ab}\text{HS}_a + \sigma^2_f}{n}\right] \qquad (13)$$

σ^2_p (σ^2_f) est la variance environnementale interparcellaire, (intra parcellaire), r est le nombre de répétitions et n le nombre d'individus par parcelle. Sachant que

cov ${}_{ab}$FS > cov ${}_{ab}$HS$_a$, d'après les expressions (12) et (13), il est évident que var ${}_{ab}$P$_{\text{FS}}$ > var ${}_{ab}$P$_{\text{HS}}$.

Cette simple approche suffit donc à montrer que pour l'amélioration de la population hybride, pour une même intensité de sélection, la SRR-FS sera inférieure à la SRR-HS. C'est la même situation qu'en sélection récurrente intra-population où la sélection sur descendances de pleins frères est inférieure à la sélection sur descendances de demi-frères.

Le progrès génétique total a alors pour expression :

$$\Delta G = \Delta G_a + \Delta G_b$$

soit

$$\Delta G = S_a \frac{\text{cov HS}_a}{\text{var P}_a} + S_b \frac{\text{cov HS}_b}{\text{var P}_b}$$

ce qui correspond bien à l'expression obtenue par Griffing (1962) mais de façon moins directe.

Au niveau du croisement entre populations obtenues après intercroisement des plantes sélectionnées

Dans ce cas, si la sélection a porté sur les 2 sexes dans chaque population pour prévoir la valeur de la descendance d'une plante de P_{aa} selon le système $\mathcal{M}'_{ab}$, nous disposons de 2 résultats de test, correspondants à ceux des 2 parents de la plante retenue (fig. 1 et 2). Par application du principe de prévision linéaire, le progrès génétique dû à la population a sera donc :

$$\Delta G_a = S_a \frac{\theta_a \text{ cov } \mathcal{C}_a \mathcal{M}'_{ab}}{\text{var } P_a}$$

avec $\theta_a = 2$ si la sélection a lieu sur les 2 sexes, et $\theta_a = 1$, si un seul sexe est sélectionné.

Là encore, la covariance ne change pas selon le type de sélection (sur demi-frères ou pleins frères) et d'après le calcul des coefficients de parenté :

$$\text{cov } G_a \mathcal{M}'_{ab} = (1/8)\ {}_{ab}\sigma^2_{A_a} + (1/64)\ {}_{ab}\sigma^2_{AA_a} \qquad (14)$$

d'où avec $\theta_a = 2$, $\Delta G_a = S_a \dfrac{(1/4)\ {}_{ab}\sigma^2_{A_a} + (1/32)\ {}_{ab}\sigma^2_{AA_a}}{\text{var } P_a}$ (16)

et $$\Delta G = \Delta G_a + \Delta G_b$$

Ce résultat correspond bien à celui donné par GRIFFING, lorsqu'il étudie le devenir du progrès génétique après arrêt de la sélection et maintien des populations A et B par panmixie. La méthode de calcul que nous proposons est donc très directe et permet l'expression du progrès génétique après m cycles de panmixie, sans sélection. Dans ce cas, il y a $\theta_a = 2^m$ ancêtres à considérer dont 2^{m-1} pour 1 sexe. On a alors, avec sélection sur les 2 sexes :

$$\Delta G_{a,\,m} = S_a\, 2^m \text{ cov } \mathcal{C}_a \mathcal{M}'_{ab,\,m} / \text{var } P_a$$

$\mathcal{M}'_{ab,m}$ représentant une suite de m opérateurs $\mathcal{M}_{aa}$ suivis de $\mathcal{M}_{ab}$. Cov $\mathcal{C}_a \mathcal{M}'_{ab,m} = \varphi_{a,m}(i|i)\ (1/2)\ {}_{ab}\sigma^2_{A_a} + \varphi_{a,m}(ik|ik)\ (1/4)\ {}_{ab}\sigma^2_{AA_a}$, $\varphi_{a,m}(i|i)$ et $\varphi_{a,m}(ik|ik)$ représentant les coefficients de parenté déjà introduits mais, ici, ils sont relatifs à la parenté entre les individus du test de descendances d'une plante de la population A et les descendants du croisement A × B, réalisé après m générations de multiplication en panmixie de la population A.

avec $\varphi_{a,m}(i|i) = (1/2)\ (1/2)^m$ et $\varphi_{a,m}(ik|ik) = (1/4)\ (1/2)^{2m}$

d'où $$2^m \text{cov } \mathcal{C}_a \mathcal{M}'_{ab,\,m} = (1/4)\ {}_{ab}\sigma^2_{A_a} + (1/16)\ (1/2)^m\ {}_{ab}\sigma^2_{AA_a} \qquad (17)$$

L'expression (17) montre qu'avec quelques générations de panmixie la contribution de l'épistasie au progrès génétique disparaîtra.

Expression du progrès génétique dans le cas de SRR individuelle avec fécondation libre des plantes mères

Dans le cas du schéma 5, cela correspond au cas où au niveau de la population AB, la sélection ne porte que sur une population, prise comme femelle d'où :

$$\Delta G = (1/2)\ (\Delta_f G_a + \Delta_f G_b)$$

avec $\theta_a = \theta_b = 1$

et $$\Delta_f G_a = S_a[(1/8)\ {}_{ab}\sigma^2_{A_a} + (1/64)\ {}_{ab}\sigma^2_{AA_a}]/\text{var } P_a \qquad (18)$$

Si l'on fait A ≡ B, on retrouve bien les résultats connus pour la sélection familiale demi-frères « un épi à la ligne ».

Dans le cas où l'on attend d'avoir les résultats des tests avant de réaliser les croisements pour tests et l'intercroisement intra-population, les 2 populations jouent un rôle symétrique, les plantes A et B croisées ont suivi le même processus de sélection, mais on a toujours $\theta_a = \theta_b = 1$. Par rapport à la méthode précédente, le progrès génétique se trouve donc multiplié par 2. Avec A = B on retrouve les résultats connus pour la sélection familiale demi-frères avec semences restantes (half-sib remnant seeds).

1.14. *Dynamique du progrès-Potentiel*

D'une façon générale, la contribution au progrès d'une population A sera nulle dès que la covariance entre $\mathcal{C}_a$ et $\mathcal{M}_{ab}$ sera nulle. Cette situation peut avoir deux origines :

— l'absence de variabilité dans la population A,

— des fréquences de gènes dans la population testeur B, et des effets génétiques tels que la covariance soit nulle. Dans le cas de biallélisme, en l'absence d'épistasie, il est facile de préciser la situation à un locus :

$$ {}_{ab}\sigma^2_{A_a} = 2p_a q_a[d - (p_b - q_b)h]^2$$

$p_a(p_b)$ est la fréquence de l'allèle dominant dans la population A(B), $q_a = 1 - p_a$, et les paramètres d et h sont ceux introduits par Mather (1949). Avec $p_a \neq 0$ ou 1, cette variance sera nulle si $p_b - q_b = d/h$, ce qui ne peut être réalisé que dans le cas de superdominance; il n'y aurait alors pas de progrès malgré l'existence d'une variabilité.

L'hypothèse d'absence de variabilité étant peu probable, en début de sélection, pour avoir l'absence de progrès au niveau de la population hybride, il faudrait donc que dans les 2 populations les effets et les fréquences des gènes soient tels que cela annule les 2 covariances. De plus, s'il est théoriquement possible pour un locus que ces covariances soient nulles, cela est peu probable, voire impossible, pour un ensemble de loci. La dérive même au niveau de chaque population détruirait rapidement cette situation théorique : tous les états d'équilibre possibles sont instables.

Comstock, Robinson et Harvey (1949) et Griffing (1963) ont précisé la dynamique du progrès dans le cas d'un locus. Il serait important de reprendre ces études par simulation en tenant compte du linkage, de l'épistasie et de la variation des effets d'un locus à l'autre pour aborder la situation réelle. Cependant, à partir de ces travaux, quelques considérations générales peuvent être énoncées.

Dans tous les cas, quels que soient les effets génétiques et les fréquences, il y aura toujours évolution des fréquences géniques et fixation de certains gènes, de telle façon que les aptitudes à la combinaison tendent à être maximisées. Si nous supposons que le linkage entre gènes à dominance partielle à complète simule une situation de super-dominance avec multiallèlisme (un allèle = un bloc chromosomique ou linkat, Demarly, 1972), plusieurs « régions » de fixation pourront exister et il n'est pas toujours certain que ce soit les linkats manifestant la plus

forte aptitude à la combinaison qui soient fixés (GRIFFING, 1963). Ainsi, si la population hybride passe par des états d'équilibre instables où cov $\mathcal{G}_a \mathcal{M}_{ab} =$ cov $\mathcal{G}_b \mathcal{M}_{ab} = 0$ (avec var G_{aa} et var G_{bb} différentes de zéro) c'est un peu le hasard (dû aux fluctuations d'échantillonnage) qui va déterminer la « région » de fixation. Mais, une fois l'évolution vers la fixation engagée, ce seront toujours les linkats manifestant dans la population hybride la plus forte aptitude à la combinaison qui seront fixés. Dans le cas de populations très divergentes, le passage par des états d'équilibre étant impossible, l'évolution de la moyenne sera plus régulière, et le potentiel sera bien atteint. Il est toutefois permis de penser que ce potentiel ne correspondra pas nécessairement au maximum possible avec l'échantillon de gènes des 2 populations. En effet ce maximum ne pourra être atteint que si les linkats homologues ayant la plus forte aptitude à la combinaison se trouvent répartis dans des populations différentes. Si, pour certaines classes d' « homologues », ils sont dans la même population, le progrès maximum ne pourra pas être atteint : dans cette situation, il vaudrait mieux mélanger les deux populations, puis les diviser en deux. Mais alors, on retombe dans le cas précédent avec le risque de non-fixation de la meilleure combinaison.

Dans le cas d'un faible effet du linkage, avec une dominance partielle c'est le meilleur allèle qui sera fixé dans chaque population. Cependant, le potentiel maximum possible avec l'échantillon de gènes ne sera pas nécessairement atteint. Pour qu'il le soit, il faudrait que les populations aient les mêmes allèles : il y aurait donc aussi intérêt dans le cas de dominance partielle à constituer une seule population et puis à la diviser en deux. Dans le cas de dominance complète, le potentiel maximum possible avec l'échantillon de gènes sera toujours atteint.

1.2. *La sélection à testeur constant avec une seule population*

1.21. *Description*

Schéma classique

Il s'agit d'un test sur descendance, avec inter-croisement des unités sélectionnées; la sélection porte sur les 2 sexes et cela impose la conservation des plantes mères. Le testeur peut être de nature très variée, population, lignée, hybride... Il est en général destiné à entrer en combinaison avec les lignées qui pourront être tirées de la population pour la fabrication d'une variété hybride. Il devra donc déjà avoir une bonne valeur propre et une bonne valeur en combinaison avec le matériel sélectionné. Cela conduit donc le plus souvent à prendre un testeur à base étroite, c'est-à-dire une lignée ou un hybride simple.

Le type de familles obtenues par le top-cross de la population avec ce testeur dépendra de la nature de ce dernier : cela peut aller des familles de pleins frères dans le cas où le testeur est formé d'un seul génotype (lignée, clone, hybride simple), aux familles de demi-frères dans le cas où le testeur serait une population à base large.

Variantes

Comme pour la sélection récurrente réciproque, les plantes mères peuvent être pollinisées entre elles, en même temps qu'elles sont croisées avec le testeur (équivalent du schéma 5, fig. 3).

1.22. *Expression du progrès génétique*

D'après ce qui précède, le progrès génétique au niveau de la population ${}_{a\,t}P_{n+1}$ hybride obtenue par croisement testeur × population après intercroisement intra-population des unités sélectionnées aura alors pour expression, en représentant le testeur par t :

$$\Delta G = {}_{a}S \frac{\text{cov } \mathcal{T}_a \mathcal{M}'_{a\,t}}{\text{var } P_a} \qquad (20)$$

avec cov $\mathcal{T}_a \mathcal{M}_{a\,t} = (1/8)\ {}_{a\,t}\sigma^2_A + (1/64)\ {}_{a\,t}\sigma^2_{AA_a}$ et $\theta_a = 2$ en général pour le schéma classique.

1.23. *Dynamique du progrès*

En l'absence d'épistasie, il dépendra de la variance ${}_{a\,t}\sigma_{A_a}$. La situation $\Delta G = 0$ ne peut se produire que si la fréquence des gènes et les effets génétiques sont tels dans le testeur que ${}_{a\,t}\sigma^2_{A_a} = 0$. Dans le cas de biallélisme cette situation peut être précisée :

$${}_{a\,t}\sigma^2_{A_a} = 2 \sum p_a q_a [d - (p_t - q_t)h]^2$$

p_a, q_a et p_t, q_t représentant la fréquence des allèles B et b respectivement dans la population et chez le testeur; d et h sont les paramètres des valeurs génotypiques à un locus selon la notation de MATHER et le signe $\sum$ rappelle qu'il faut faire la sommation sur l'ensemble des loci intervenant pour le caractère considéré.

A un locus, ${}_{a\,t}\sigma^2_{A_a}$ pourra alors être nulle si $p_t - q_t = d/h$; mais avec un grand nombre de loci, il sera peu probable que ${}_{a\,t}\sigma^2_{A_a}$ soit nulle.

Dans le cas général, il est donc permis d'attendre une réponse à la sélection entraînant à long terme dans la population la fixation à un locus de l'allèle ayant la plus forte aptitude à la combinaison avec le testeur, et ceci quel que soit le degré de dominance.

Le progrès en un cycle de sélection sera d'autant plus grand que le génome testeur sera « riche » en loci homozygotes pour des gènes récessifs. Mais, ce qui compte pour le sélectionneur, ce n'est pas le progrès maximum en un cycle, mais le *potentiel maximum*. Avec l'hypothèse d'une dominance favorable, un testeur récessif ne permettrait de fixer dans la population que les loci ayant des dominants favorables; il n'apporterait aucune possibilité de complémentation de la population pour des loci homozygotes récessifs. Dans le cas d'une *dominance favorable*, il faut donc choisir *le testeur, d'origine assez différente de la population*, afin d'augmenter les chances de complémentation (fig. 4). Si l'état récessif est favorable, il faut encore choisir le meilleur testeur possible pour ne pas masquer par un dominant défavorable la variabilité de la population. Dans le cas de superdominance, la valeur du testeur aura moins d'importance pour le potentiel, mais elle peut influencer la

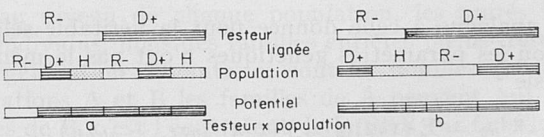


FIG. 4. — *Effet de la sélection à testeur constant selon la répartition des loci de la population, en classes d'homozygotes récessifs* (R) *ou dominants* (D) *et hétérozygotes* H, *par rapport à celle du testeur dans le cas de biallèlisme avec dominance favorable et complète;* (a) *cas général,* (b) *cas d'un testeur permettant le progrès maximum. Cette représentation pourrait se quantifier en caractérisant le nombre de loci dans chaque classe d'intersection testeur × population.*

vitesse du progrès (SCHNELL, 1961). Ce n'est donc que pour l'amélioration de la valeur intra-population qu'un testeur totalement « récessif » serait le testeur « idéal » (GALLAIS, 1977*a*).

Ce sont les tests d'aptitudes à la combinaison population × candidat testeur qui permettront de mieux détecter le meilleur testeur. Ce testeur doit nécessairement avoir une base étroite pour permettre le progrès maximum. A long terme, ce ne peut être qu'une lignée, qui serait très complémentaire de la population pour la distribution des loci. A court terme un testeur hybride simple, présentant une très bonne aptitude à la combinaison avec la population, peut être choisi : en effet, dans le cas de biallélisme, si l'hétérozygotie ne permet pas le progrès maximum à un locus, elle assure par contre un progrès à un plus grand nombre de loci, quelle que soit la direction de la dominance (si les parents de l'hybride sont d'origine assez différente). En fait, le testeur idéal doit se construire par rapport à la population : la sélection récurrente réciproque avec testeur constant sur une certaine période apporte une solution à ce problème.

1.3. *La sélection à testeurs constants avec deux populations (avec testeurs apparentés aux populations) : SRR à testeurs constants.*

1.31. *Description*

Il s'agit d'un schéma intermédiaire entre la sélection récurrente réciproque et la sélection à testeur constant. Soit deux populations ${}_{aa}P$ et ${}_{bb}P$ desquelles ont déjà été tirées deux très bonnes lignées T_a et T_b, telles que $T_a \times T_b$ ait une très bonne valeur (la meilleure possible). Alors T_a peut être pris comme testeur de ${}_{bb}P$ pour une certaine période et T_b testeur de ${}_{aa}P$, jusqu'à l'isolement par création de lignées après un ou plusieurs cycles d'une telle sélection récurrente, de nouvelles lignées T'_a et T'_b telles que $T'_a \times T'_b > T_a \times T_b$, et qui remplaceraient donc T_a et T_b.

1.32. *Expression du progrès*

Pour une telle situation, il n'est possible de donner une expression théorique du progrès génétique que pour la phase où le testeur est constant. Dans ce cas, le progrès génétique pour une combinaison testeur × population est donné par l'expression (20). Il est aussi possible de donner une expression du progrès génétique au niveau de la population résultant du croisement des 2 populations, après intercroisement des unités sélectionnées.

$$\Delta G = \theta_a S_a \frac{\text{cov } \mathcal{C}_a \mathcal{M}'_{ab}}{\text{var } P_a} + \theta_b S_b \frac{\text{cov } \mathcal{C}_b \mathcal{M}'_{ab}}{\text{var } P_b} \qquad (21)$$

expression certes analogue à celle donnée pour la véritable sélection récurrente réciproque, mais où les paramètres génétiques n'ont pas le même sens. Ainsi en l'absence d'épistasie :

$$\begin{aligned} \text{cov } \mathcal{C}_a \mathcal{M}'_{ab} &= E\,(1/2)({}_{at}\alpha_{i_a})\,(1/4)({}_{ab}\alpha_{i_a} + {}_{ab}\alpha_{j_b}) \\ &= (1/4)\,E({}_{at}\alpha_{i_a}\,{}_{ab}\alpha_{i_a}) \text{ au lieu de } (1/4)\,E({}_{ab}\alpha^2{}_{i_a}) \end{aligned}$$

l'indice t représentant le testeur issu de ${}_{bb}P$. Selon le testeur, nous aurons donc $\text{cov }{}_{at}\mathcal{C}_a \mathcal{M}'_{ab} \gtrless \text{cov }{}_{ab}\mathcal{C}_a \mathcal{M}'_{ab}$

et le progrès sur la population hybride avec cette méthode pourra être supérieur ou inférieur à celui réalisé avec la sélection récurrente réciproque. Le cas de supériorité est intéressant à préciser. Mais il faut bien préciser que cette méthode n'a pas été proposée pour cela. Elle est surtout plus facile à appliquer que la SRR et elle est susceptible de conduire plus rapidement à la création d'une variété hybride.

Dans le cas de biallélisme :

$$E({}_{at}\alpha_{i_a}\ {}_{ab}\alpha_{i_a}) = p_a q_a [d - (p_t - q_t)h][d - (p_b - q_b)h]$$

pour que la SRR soit inférieure à la sélection avec testeur constant, il faudrait alors que :

$$d - (p_t - q_t)h > d - (p_b - q_b)h$$

c'est-à-dire en supposant d et h positif :

$$(p_t - q_t) < (p_b - q_b)$$

ce qui avec une lignée homozygote comme testeur ne pourrait être réalisé que par la fixation de l'allèle récessif.

Cette méthode de sélection à 2 populations avec testeurs constants peut aussi être réalisée avec des testeurs non apparentés au matériel sélectionné. L'expression du progrès génétique est toujours analogue, mais, il est probable que la covariance du type $\mathrm{cov}_{at}\mathcal{C}_a\mathcal{M}'_{ab}$ sera diminuée.

1.33. *Dynamique du progrès*

Pour une population, elle est évidemment comparable à celle discutée précédemment pour la sélection à testeur constant avec une seule population. La sélection développant l'aptitude à la combinaison par rapport à chaque testeur, les 2 testeurs étant complémentaires, il en résulte un développement de la complémentarité des 2 populations.

Au changement de testeurs, pour ne pas remettre en cause les progrès réalisés, il faudra retenir les testeurs issus d'une population ayant une très forte aptitude à la combinaison avec l'autre population et avec le testeur qui sera dérivé de cette population.

2. — *La Sélection récurrente réciproque sur descendances de familles*

2.1. *Description sommaire*

Les principes de tests restent les mêmes que pour la sélection individuelle, seules changent au niveau de chaque population, les unités testées : celles-ci ne sont plus des individus, mais des familles entières pleins-frères ou demi-frères. Pour passer à la génération suivante, ce sont les familles qui sont recombinées. Avec deux populations A et B les familles de A peuvent soit être croisées par paires aux familles de B, c'est l'équivalent de la SRR sur familles de pleins frères (pleins frères de familles) soit être pollinisées par l'ensemble des familles de l'autre population (top cross), c'est l'équivalent de la SRR sur familles de demi-frères (demi-frères de familles); dans les deux cas les familles utilisées peuvent être des pleins frères ou des demi-frères.

Ces formes de sélection conviennent très bien pour les cas où ni l'autofécondation ni la multiplication végétative ne sont possibles, puisqu'il suffit de conserver des graines d'une partie des familles qui vont être étudiées. Le schéma avec intercroisement des familles sélectionnées ($\theta_a = \theta_b = 2$) demande alors 3 générations comme tout schéma de sélection sur descendances. Il est toutefois possible de passer à des schémas à une génération avec $\theta_a = \theta_b = 1$, ou à 2 générations avec toujours $\theta_a = \theta_b = 1$ mais contrôle de la sélection sur les 2 populations. Ce sont les schémas équivalents à la SRR individuelle avec fécondation libre des plantes mères, avec respectivement le contrôle de la sélection sur un sexe et 2 sexes (fig. 5). Dans ce qui suit, nous ne considérons que les schémas équivalents de la SRR individuelle avec conservation des plantes mères.

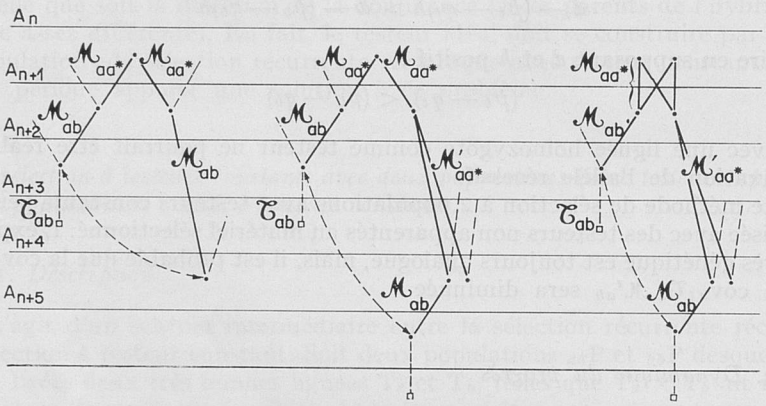


FIG. 5. — *Représentation schématique de la sélection récurrente familiale (sur descendances de familles avec les mêmes notations pour la figure 3.*

a) *Sur familles de demi-frères avec étude du progrès génétique avant intercroisement des familles sélectionnées;*

b) *Sur familles de demi-frères avec étude du progrès génétique après intercroisement des familles sélectionnées;*

c) *Sur familles de pleins frères avec étude du progrès génétique après intercroisement des familles sélectionnées. La signification des opérateurs de transformation est la même que pour la figure 3.*

2.2. *Expression du progrès génétique*

L'expression générale (3) reste toujours valable; il suffit de calculer cov $\mathcal{T}\,\mathcal{M}$.

2.21. *Cas de la SRR sur descendances de familles de demi-frères*

La figure 5 illustre les relations de parenté en cause pour les 2 situations où le progrès génétique est considéré : soit avant soit après intercroisement des unités sélectionnées.

Avant intercroisement intra-population des unités sélectionnées :

$$\text{cov}\ \mathcal{T}^*_a \mathcal{M}_{ab} = (1/16)\,\sigma^2_{A_a} = (1/256)\,\sigma^2_{AA_a}$$

d'où $$\Delta G = S_a \frac{(1/16)\,\sigma^2_{A_a} + (1/256)\,\sigma^2_{AA_a}}{\text{var}\ P_a} + S_b \frac{(1/16)\,\sigma^2_{A_b} + (1/256)\,\sigma^2_{AA_b}}{\text{var}\ P_b} \qquad (22)$$

La sélection familiale se traduit par une diminution de la contribution de l'épistasie.

Après intercroisement intra-population des unités sélectionnées :

Par rapport à l'expression (22) avec $\theta_a = \theta_b = 2$ seule change la contribution de l'épistasie, qui est divisée par 2.

2.22. *Cas de la SRR sur descendances de familles de pleins frères*

Avant intercroisement intra-population des familles pleins frères

$$\text{cov } \mathcal{C}_a\mathcal{M}_{ab} = (1/8)\,\sigma^2_{A_a} + (1/64)\,\sigma^2_{AA_a}$$

Après intercroisement, avec $\theta_a = \theta_b = 2$, seule change la contribution de l'épistasie qui est divisée par 2.

Le numérateur du progrès génétique sera donc supérieur dans le cas où l'on utilisera des familles de pleins frères. Cela vient d'un meilleur contrôle de la parenté (la covariance entre pleins-frères est supérieure à la covariance entre demi-frères). Mais, la variance phénotypique des descendances de familles de pleins frères (var $P_{ab/FS}$) sera supérieure à la variance phénotypique des descendances de familles de demi-frères (var $P_{ab/HS}$)

Ainsi en l'absence d'épistasie :

$$\text{var } P_{ab/HS} = (1/16)\,\sigma^2_{A_a} + \frac{1}{r}\left[\sigma^2_p + \frac{\sigma^2_{wHS}}{n}\right]$$

$$\text{var } P_{ab/HS} = (1/8)\,\sigma^2_{A_a} + \frac{1}{r}\left[\sigma^2_p + \frac{\sigma^2_{wFS}}{n}\right]$$

$\sigma^2 w$HS($\sigma^2 w$FS) représentant la variance phénotypique intra-parcellaire dans le cas de descendances de familles de demi-frères (de pleins frères).

Le progrès génétique ne serait donc pas nécessairement plus grand avec les familles de pleins frères. Cependant, il est probable que le numérateur sera plus augmenté que le dénominateur, en conséquence de quoi le progrès génétique peut être attendu plus grand avec l'étude de descendances de familles de pleins frères qu'avec l'étude de descendances de familles de demi-frères.

3. — *Réponse corrélative de la valeur intra-population à la SRR*

La réponse corrélative de la valeur intra-population d'une population ${}_{aa}P$ à la SRR par rapport à une population ${}_{bb}P$ peut s'écrire :

$$\Delta_{G_{a/ab}} = S_a \frac{\text{cov } {}_{ab}\mathcal{C}_a\mathcal{M}_{aa}}{\text{var } {}_{ab}P_a}$$

Dans le cas général :

$$\text{Cov } \mathcal{C}_a\mathcal{M}_{aa} = (1/4)\,\text{cov } {}_{aa}A_a\ {}_{ab}A_a$$

${}_{aa}A_a$ représentant la valeur de la contribution additive d'un génotype dans la population P_{aa} et ${}_{ab}P_a$ cette contribution dans la population ${}_{ab}P$. Cette covariance n'est pas nécessairement positive. La situation peut être précisée dans le cas de biallélisme :

$$\text{Cov } \mathcal{C}_a\mathcal{M}_{aa} = p_a q_a\,[d - (p_a - q_a)\,h]\,[d - (p_b - q_b)h]$$

En l'absence de superdominance, cette covariance ne peut être que positive. Les 2 populations répondront favorablement à la sélection. Avec superdominance si p_a et p_b sont de part et d'autre de la fréquence $p_e = \frac{1 + h/d}{2\,h/d}$ (voir GALLAIS, 1977), les deux covariances sont négatives et les 2 populations ne peuvent pas perdre de vigueur. Mais si p_a et $p_b \lessgtr p_e$, les 2 covariances sont positives et la SRR se traduira donc par une amélioration de la valeur propre des populations jusqu'à ce que p_a ou p_b devienne égale ou passe au-delà de p ; les 2 covariances seront alors négatives. Donc une réponse positive des populations parentales ne sera pas une preuve de dominance partielle à complète.

4. — *L'utilisation de la consanguinité*

Comme au niveau des méthodes de sélection intra-population, la consanguinité peut être utilisée pour augmenter la variance génétique entre unités sélectionnées. Ainsi, par exemple en SRR :

$$\text{cov } HS_a = \frac{1 + F}{4}\, ab\sigma^2_{A_a}$$

CRESS (1967) a vérifié par simulation l'intérêt de la consanguinité développé par une génération d'autofécondation. Il apparaît qu'elle permet un progrès par cycle plus élevé en début de sélection, mais le palier semble le même et est donc atteint plus rapidement.

L'intérêt pratique de l'utilisation de la consanguinité ou de l'haplo-diploïdisation (GRIFFING, 1975; GALLAIS, 1977*a*) dépendra de l'allongement de la durée du cycle par rapport au progrès génétique : il ne faut pas perdre en progrès par unité de temps. Les résultats de la SR intra-population semblent montrer que cela ne sera possible qu'avec l'utilisation d'une génération « hors saison » pour l'intercroisement intra-population.

Quelques éléments sur le choix d'une méthode de sélection récurrente réciproque

Le tableau 2 présente les expressions du progrès génétique pour les principales méthodes de SRR envisagées. Comme pour les méthodes de sélection récurrente intra-population, au numérateur de ces expressions ne figure toujours que la variance des effets génétiques transmis par les gamètes (c'est-à-dire pour les diploïdes : variance additive, variance d'épistasie additive × additive) mais il s'agit ici d'effets définis pour la population hybride. Les effets d'interaction entre les apports gamétiques ne figurent que dans l'expression de la variance phénotypique des unités sélectionnées, et leur existence ne pourra donc que contribuer à diminuer le progrès génétique. Seule une étude numérique *a priori* en faisant varier la valeur des paramètres pourrait permettre de comparer toutes les méthodes entre elles, pour leur progrès par cycle ou par unité de temps, avec des moyens expérimentaux égaux. Il est déjà cependant possible par l'examen du numérateur du progrès de voir celles qui utiliseront le plus la variance additive, en tenant compte de la durée du cycle. Nous laisserons le lecteur tirer les conclusions qui s'imposent de ce tableau pour apporter quelques commentaires sur le choix des méthodes de SRR et sur leur efficacité attendue ou observée.

TABLEAU 2

Expression du progrès génétique pour différents schémas en sélection récurrente réciproque (SRR) de deux populations A et B.
Contribution ΔG_a de la population A en présence d'épistasie limitée aux paires de loci, mais en l'absence de linkage.

Méthodes	Progrès $\times \sqrt{\text{var}_{ab}P(*)}$	Durée du cycle en générations
1. SRR individuelle :		
— avant intercroisement des unités sélectionnées ($\theta_a = 2$)	$i[(1/4)_{ab}\sigma^2_{A_a} + (1/16)_{ab}\sigma^2_{AA_a}]$	3
— après intercroisement (fig. 3) :		
• conservation des plantes mères ($\theta_a = 2$, schéma 1 ou 3) / ($\theta_a = 1$, schéma 2) . .	$i\,\theta_a[(1/8)_{ab}\sigma^2_{A_a} + (1/64)_{ab}\sigma^2_{AA_a}]$	3
• fécondation libre des plantes mères :		
• schéma 4, $\theta_a = 1$ ou 2	$i\,\theta_a[(1/16)_{ab}\sigma^2_{A_a} + (1/256)_{ab}\sigma^2_{AA_a}]$	3
• schéma 5 (ou épi à la ligne) $\theta_a = 1$ / • schéma 6 $\theta_a = 2$	$i\theta_a[(1/16)_{ab}\sigma^2_{A_a} + (1/128)_{ab}\sigma^2_{AA_a}]$	1 pour $\theta_a = 1$ 2 pour $\theta_a = 2$
2. SRR familiale (fig. 5) :		
— familles de demi-frères :		
• avant intercroisement $\theta_a = 2$	$i[(1/16)_{ab}\sigma^2_{A_a} + (1/256)_{ab}\sigma^2_{AA_a}]$	3
• après intercroisement $\theta_a = 1$ ou 2	$i\,\theta_a[(1/32)_{ab}\sigma^2_{A_a} + (1/1024)_{ab}\sigma^2_{AA_a}]$	3
— familles de pleins frères :		
• avant intercroisement $\theta_a = 2$	$i[(1/18)_{ab}\sigma^2_{A_a} + (1/64)_{ab}\sigma^2_{AA_a}]$	3
• après intercroisement $\theta_a = 1$ ou 2	$i\,\theta_a[(1/16)_{ab}\sigma^2_{A_a} + (1/256)_{ab}\sigma^2_{AA_a}]$	3

(*) La variance phénotypique var P doit être adaptée à la méthode considérée, c'est-à-dire au type de descendances AB étudiées pleins frères ou demi-frères « d'individus » ou de « familles ». La nature des familles testées n'affecte pas le numérateur du progrès.

1. — *Intérêt général de la sélection récurrente réciproque*

A long terme et d'un point de vue théorique, les schémas de sélection récurrente réciproque ne se justifient par rapport aux schémas intra-population que s'il existe un avantage de l'état hybride qui ne soit pas fixable à l'état homozygote; en d'autres termes, il faut qu'il y ait superdominance. Cependant, il peut s'agir de vraie superdominance, ou de pseudosuperdominance due au linkage, ou à la multiplicativité des effets pléïotropiques des gènes (GALLAIS, 1977*b*). A court terme, et d'un point de vue pratique, la SRR peut conduire à une valorisation de l'aptitude à la combinaison qui existe entre deux populations; par le choix de schémas appropriés permettant une sortie vers la création variétale, elle peut conduire à une utilisation plus rapide des aptitudes à la combinaison que la sélection intra-population. A long terme, quelle que soit la situation génétique, la SRR à deux populations a l'avantage très important de limiter les effets défavorables de la dérive inévitable. Elle permet donc de réaliser un bon compromis entre efficacité à court terme et efficacité à long terme.

Comparaison théorique SRR et SR intra-population (AGC).

Les deux méthodes développent l'Aptitude Générale à la Combinaison (AGC), mais dans un cas, il s'agit de l'AGC intra-population et dans l'autre cas, avec la SRR, de l'AGC inter-population. La corrélation entre ces deux types d'AGC dépend des effets génétiques, mais aussi des fréquences des gènes et de leur distribution dans le génome; elle sera d'autant plus forte que l'additivité sera forte. La sélection pour l'AGC intra-population entraînera donc une réponse corrélative de l'AGC. interpopulation et réciproquement, la sélection par l'AGC inter-population entraîne une réponse corrélative de l'AGC intra-population. A travers les résultats de CRESS (1966), nous n'allons envisager ici sommairement la comparaison des deux méthodes qu'au niveau des valeurs directement améliorées : valeur intra-population pour la SR intra-population et valeur de la population hybride pour la SRR.

La comparaison des deux méthodes de sélection peut alors se faire de deux façons. Il est possible de comparer la SRR à la moyenne de 2 SR intra-population, mais il serait aussi possible de comparer la SRR à la SR intra-population (SR-AGC) sur la population formée à partir des deux populations. Dans les deux cas, les comparaisons devraient se faire à moyens égaux.

La première comparaison est assez simple à approcher. En l'absence d'épistasie, et avec des variances phénotypiques équivalentes, la SRR sera supérieure à la SR-AGC si :

$$ab\sigma^2_{A_a} + ab\sigma^2_{A_b} > aa\sigma^2_{A_a} + bb\sigma^2_{A_b}$$

Dans le cas de biallélisme, ceci est réalisé si $p_a + p_b < 1$, quels que soient les effets génétiques (p_a et p_b sont les fréquences respectives de l'allèle dominant dans les populations A et B). Si $p_a = p_b$, les 2 méthodes sont équivalentes et si $p_a + p_b < 1$, avec dominance partielle à complète, SR-AGC > SRR. Comme dans ce cas $p_a + p_b$ augmente avec la sélection, la SRR ne sera supérieure à la SR-AGC qu'en début de cycle. Ainsi, la divergence mesurée à un locus par $p_a - p_b$ n'apparaît pas comme une condition nécessaire à la supériorité de la SRR. La divergence n'augmente pas toujours la somme $ab\sigma^2_{A_a} + ab\sigma^2_{A_b}$; il est même des cas où elle peut la diminuer. Nous avons souligné que dans le cas de multiallélisme,

il valait mieux minimiser la divergence pour avoir le progrès maximum. Enfin, il faut remarquer que si en général avec superdominance, la SRR est supérieure à la SR-AGC, il est des situations où l'inverse est vrai (faible degré de superdominance).

2. — *Le choix entre sélection familiale et sélection individuelle*

Ce choix dépend essentiellement de la facilité de maintien du matériel : si la plante est pérenne, ou si la multiplication végétative ou l'autofécondation sont possibles, il vaudra mieux choisir la sélection individuelle. Elle assure en effet des progrès génétiques plus importants (tabl. 2).

Mais s'il n'y a aucune possibilité de maintien du matériel après la réalisation des croisements, la sélection familiale peut être retenue : c'est la seule façon dans une telle situation d'avoir recours à la sélection à plusieurs voies.

La SRR familiale a déjà été utilisée par PATERNIANI et VENCOVSKY (1977) sur Maïs. Ces auteurs signalent plusieurs points de faiblesse de SRR individuelle qui seraient améliorés par la SRR familiale :

— pour une plante annuelle, comme le Maïs, la réalisation de l'autofécondation et du croisement en même temps demandent beaucoup de travail, ce qui peut réduire le nombre de génotypes testés; avec la sélection familiale, les familles étant produites avec le passage à la génération suivante, cet inconvénient disparaît;

— avec seulement 4 ou 5 plantes d'une population comme testeur de l'autre population, cas d'un plan de croisement hiérarchisé, il peut y avoir un problème d'échantillonnage, rendant un peu aléatoire l'appréciation de la valeur du matériel. Cependant cette critique est propre au Maïs ou à toute autre plante qui ne fait qu'une inflorescence femelle. Avec un maïs prolifique en épis il est possible de réaliser sur la même plante autofécondation et top-cross par un mélange de pollen. Avec une sélection familiale, il est facile d'installer les familles d'une population en isolement top-cross avec l'autre population, le testeur est ainsi le même pour toutes les familles (ou avec une variance assez faible), et il est possible de produire beaucoup de semences pour des tests dans différents milieux.

PATERNIANI et VENCOVSKY soulignent encore deux autres inconvénients, toutefois moins spécifiques à la SRR : le manque de recombinaison entre les autofécondations, ce qui justifierait un 2e cycle d'intercroisement, et la longueur du cycle qui augmente les risques dus aux interactions génotype × milieu. En fait, la recombinaison ne sera pas plus forte avec la sélection familiale, mais les risques de dérive sont plus faibles. Les risques dus aux interactions génotype × milieu ne sont limités que si les familles produites sont elles-mêmes étudiées pour leurs performances agronomiques, ce qui n'aura de sens que s'il y a une corrélation entre la valeur des familles intra-population et la valeur de leurs descendances inter-population. Un tel test peut dans une certaine mesure remplacer le test de valeur en autofécondation que nous avons proposé d'introduire dans toutes les méthodes de sélection individuelle (GALLAIS, 1977*a*). De plus ce test intra-population peut permettre d'intégrer des effets de la compétition.

Les résultats de PATERNIANI et VENCOVSKY montrent que la SRR familiale a été assez efficace relativement au matériel utilisé (7,5 p. 100 d'amélioration de la valeur de la population hybride en un cycle de sélection, avec 6 p. 100 d'amélioration intra-population). Mais, en l'absence de comparaison avec la SRR individuelle, il est difficile de conclure sur l'efficacité relative des deux méthodes. Il reste qu'en théorie, en espérance, chaque méthode étant à son optimum d'efficacité, la SRR familiale doit être assez inférieure à la SRR individuelle.

L'intérêt de la sélection récurrente réciproque individuelle avec fécondation libre des plantes mères (schéma 5, fig. 3).

En un cycle d'une génération, elle utilise 1/16 de la variance additive de chaque population, alors que la SRR avec conservation des plantes mère et $\theta = 2$ en utilise 1/4 en 3 générations, soit 1/12 par génération. Cette dernière méthode est donc attendue plus efficace par unité de temps que la première. Cependant, les contraintes des deux méthodes ne sont pas comparables. L'application de la SRR avec fécondation libre des plantes mères impose de pouvoir réaliser assez facilement sur un même génotype croisement pour test inter-population et intercroisement intra-population (il faut avoir une plante à plusieurs inflorescences femelles ou avoir recours à la multiplication végétative). Comme il faut réaliser les croisements avant d'avoir les résultats des tests, une fraction importante de ceux-ci $(1 - p)$, p étant la proportion de familles sélectionnées, ne sera pas utilisée. Selon leur coût de production, cela peut être ou non un inconvénient. Le sélectionneur devra alors rechercher des techniques facilitant la production des croisements (en isolement par exemple). Dans le cas où les résultats des tests peuvent être connus avant pollinisation (cas de certaines plantes utilisées pour leur partie végétative) cet inconvénient disparaît puisque l'on ne reprendra que les familles sélectionnées. Dans les autres cas (par exemple les plantes à grain) on peut aussi passer d'un cycle à une génération à un cycle en deux générations, en attendant les résultats des tests pour ne reprendre en croisement intra- et inter-population que les familles retenues. Si cette opération peut se réaliser en dérobée, on utilise alors $1/8^e$ de la variance additive par unité de temps, c'est-à-dire comme en SRR avec conservation des plantes mères et intercroisement en dérobée.

Le schéma avec fécondation libre des plantes mères peut donc être assez compétitif vis-à-vis de la SRR individuelle classique avec conservation des plantes mères; de toute façon il reste plus efficace que tout schéma de SRR sur descendances de familles.

3. — *Choix entre SRR-HS et SRR-FS*

Dans toute méthode de SRR les tests peuvent porter sur des familles de demi-frères ou des familles de pleins-frères (ou leur équivalent en descendance de familles), mais nous ne discuterons ici que de la SRR individuelle avec conservation des plantes mères.

Sur le plan théorique, à intensité de sélection égale, la SRR-FS sera inférieure à la SRR-HS. Mais Jones *et al.* (1971) ont signalé que cette infériorité pouvait être compensée par une intensité de sélection plus grande. En effet, si pour la SRR-HS, on considère une sélection avec un plan de croisement hiérarchique (chez une plante annuelle non prolifique en inflorescence femelles, cas du Maïs normal, la nécessité d'autoféconder pour conserver la plante testée amène en effet à l'utiliser comme pollinisateur de 3 à 5 plantes femelles de l'autre population), alors sans mélange des descendances ayant un parent commun, pour 1 parent en SRR-HS on étudierait 6 à 10 parents en SRR-FS. Dans une telle situation, à moyens égaux, l'intensité de sélection en SRR-FS pourrait donc être beaucoup plus forte qu'en SRR-HS et compenser ainsi son infériorité due à une mauvaise appréciation de la valeur génétique du matériel.

Cependant, si la prolificité en inflorescences femelles est acceptée pour l'utilisation de la SRR-FS, pour pouvoir réaliser sur la même plante autofécondation

et croisement, il faut aussi l'accepter pour la SRR-HS. Même en l'absence de prolificité, il est toujours possible de mélanger pour le test les descendances pleins-frères ayant un parent commun. Alors dans ces situations pour 1 parent étudié en SRR-HS on étudierait seulement 2 parents en SRR-FS. Pour un nombre des descendances identique dans les 2 méthodes, il sera donc possible de sélectionner 2 fois plus de plantes en SRR-FS à intensité de sélection égale, ou alors d'avoir une intensité de sélection plus forte (à effectif retenu égal). Mais dans ce cas le rapport des intensités de sélection i_{FS}/i_{HS}, tend vers 1 lorsqu'elles augmentent. Avec 10 plantes sur 80 sélectionnées en SRR-FS et 10 sur 40 en SRR-HS, le rapport des intensités de sélection i_{FS}/i_{HS} n'est que de 1,29. Pour que la SRR-FS soit supérieure à la SRR-HS, il faudrait donc que le rapport des écarts-types des valeurs phénotypiques des descendances soit inférieur à ce rapport. Cela n'a rien d'évident *a priori*, et dépendra de la nature des effets génétiques et de la part due au milieu dans la variance entre familles. Mais, il est clair que la SRR-FS tendra a être favorisée lorsque l'effet du milieu sera important (cela dilue la partie génétique) et lorsque l'intensité de sélection sera faible.

De plus, pour un caractère à héritabilité faible, comme le rendement, il est possible que la SRR-HS, avec plan hiérarchique et test séparé des familles pleins-frères ayant un parent commun, soit supérieure à la SRR-FS. Dans une telle situation, la sélection combinée sur familles pleins-frères et demi-frères peut augmenter la précision de l'appréciation de la valeur génétique du matériel au point de compenser une intensité de sélection plus faible : c'est le principe de toutes les sélections sur familles lorsque l'héritabilité est faible.

Si la prolificité en inflorescences femelles existe, pour une plante annuelle (elle n'est pas nécessaire pour une plante pérenne ou si la multiplication végétative est possible), la SRR-FS n'est pas tant intéressante pour l'amélioration des populations que pour les possibilités qu'elle offre de détecter très rapidement de bonnes combinaisons de plantes A × B, exploitables directement (cas de multiplication végétative possible) ou après création de lignées par autofécondation ou haplo-diploïdisation. Dans le cas d'autofécondation pour exploiter au mieux la variabilité, la création de lignées doit alors se réaliser par *sélection généalogique réciproque* (SGR-FS). Un tel schéma de création d'hybrides s'est révélé très efficace (Hoegemeyer, Hallauer, 1976, Edhaie et Cress, 1973). Ainsi, une stratégie optimum peut consister à améliorer le matériel en SRR-HS et pour amorcer une sortie, faire un cycle de SRR-FS qui se prolongera en SGR-FS.

4. — *Le choix de méthodes à testeur constant*

L'introduction de testeurs constants, à base étroite (lignée ou hybride simple), de bonne valeur agronomique, destinés à entrer dans la création des variétés 2, 3 voies ou 4 voies, est le procédé le plus efficace à court terme d'amélioration des variétés hybrides : les mêmes testeurs devront en théorie être conservés pendant la sélection généalogique. Les nouvelles lignées ainsi dérivées seront prises comme testeurs pour d'autres populations, présentant avec elles une très bonne aptitude à la combinaison. Compte tenu de la dynamique du progrès il sera possible de démarrer en SR entre populations puis après plusieurs cycles de passer à une SR avec testeurs constants pour exploiter mieux la variabilité.

Dans le cas d'une seule population (SR-ASC), le contrôle de la sélection peut porter sur un sexe ou les deux sexes ($\theta = 2$). Il faut comme pour la sélection récur-

rente réciproque individuelle souligner l'intérêt de la situation $\theta = 1$ (SR à testeur constant un épi à la ligne); les mêmes remarques peuvent être faites quant au progrès par unité de temps.

Comparaison de la SRR et de la SR-ASC (avec $\theta = 2$).

Cette comparaison suppose que la population améliorée par rapport au testeur constant est formée par l'intercroisement des 2 populations de la SRR. Le testeur sera considéré comme fixé en gènes dominants pour les loci où les 2 populations ont des gènes dominants. Si la dominance est partielle aux différents loci la SRR est nécessairement la meilleure méthode, puisque l'allèle favorable peut être fixé dans les deux populations (si elles sont variables pour ces loci). Là où le testeur sera fixé avec des gènes récessifs, bien que le meilleur allèle soit fixé dans la population, la valeur maximum ne sera pas atteinte avec un testeur hétérozygote, hybride simple, l'écart sera toutefois plus faible qu'avec un testeur lignée.

Dans le cas de dominance complète, le potentiel des deux méthodes est le même, mais, la dynamique du progrès peut être assez différente. En effet, pour les loci où le testeur est récessif (cas d'une lignée) ou hétérozygote (cas d'un hybride simple), la vitesse est toujours maximum, et ne dépend que de la variabilité dans la population. Au contraire dans la SRR, à ces mêmes loci, la fréquence de l'allèle dominant augmentant dans chaque population, le progrès sera de plus en plus lent, et inférieur à celui réalisé en SR-ASC. Ce ralentissement peut augmenter les risques de dérive, et donne donc un avantage à la SR-ASC lorsque la variabilité a diminué.

Dans le cas de superdominance, le potentiel est encore le même, mais la dynamique du progrès peut être assez différente. En SR-ASC, le progrès sera toujours à son maximum avec un testeur lignée ou hybride simple, alors qu'en SRR, il peut y avoir des périodes de ralentissement (annulation de variance génétique) suivies de fluctuations, puis le développement de la divergence fera que, par rapport à la variance, le taux d'amélioration sera plus fort en SRR qu'en SR-ASC.

5. — *Quelques résultats expérimentaux sur Maïs*

Progrès par SRR (SRR-HS)

Les résultats de Moll et Robinson (1967), et de Moll et Stuber (1971) montrent que, après 6 cycles de comparaison de la SRR sur familles HS à la SR intra-population sur familles pleins-frères (SR-FS), la SRR-HS est bien supérieure à la SR-FS pour l'amélioration de la population hybride (1 p. 100 de plus par cycle sur 3,5 p. 100), mais elle lui est inférieure pour les performances intra-population. Des résultats assez analogues ont été obtenus par Kojima et Kelleher (1963) sur *Drosophila pseudo-obscura*. Dans les deux situations sur plusieurs cycles de sélection, il y a eu un accord assez bon entre le progrès prévu et le progrès observé.

Les résultats de Penny et Eberhart (1971) et Eberhart *et al.* (1973) montrent que la SRR en 5 cycles n'a pas changé la valeur intra-population mais la performance de la population hybride a augmenté de 4,6 p. 100 = 2, 7 q par cycle. Russell (1975) à partir de ce matériel a montré qu'il était possible de tirer des lignées donnant des hybrides nettement supérieurs aux témoins. L'amélioration

de la valeur en combinaison de l'une des populations avec un testeur hybride double avait été de 2,6 p. 100 par cycle. Dans les deux cas, l'hétérosis mesuré par la différence entre la population hybride et la valeur moyenne des populations parentes a fortement augmenté, de 15 à 35 p. 100. Parallèlement, il n'a pas été observé de diminution de la variance génétique (HALLAUER, 1970); alors que la moyenne de la population hybride approchait de la valeur des meilleurs témoins hybrides simples ou doubles.

DARRAH *et al.* (1972) ont aussi montré que la SRR était plus efficace que la sélection récurrente familiale (modified ear-to-row).

Ces résultats sont donc conformes à ce qui est attendu d'un point de vue théorique. Dans certains cas, des résultats peu encourageants ont été obtenus au cours des premiers cycles de sélection (HALLAUER, 1970; PENNY, EBERHART, 1971). Cela peut avoir plusieurs origines : 1) un manque de diversité entre les deux populations, entraînant les fluctuations prévues d'un point de vue théorique; 2) une fluctuation due aux conditions expérimentales, et aux faibles nombres de plantes retenues à chaque cycle.

L'ensemble de ces résultats connus sur Maïs, semblent montrer qu'il y a parallèlement à l'amélioration de la population hybride, amélioration de l'aptitude générale à la combinaison, mais de façon moins nette qu'avec un testeur constant.

Progrès par sélection à testeur constant : SR-ASC

Les résultats obtenus sur Maïs montrent que cette méthode est très efficace pour améliorer la valeur de la population hybride, donc l'Aptitude à la Combinaison, de la population avec le testeur, mais il en résulte aussi une amélioration très forte souvent comparable de l'Aptitude Générale à la Combinaison de cette population (RUSSELL *et al.*, 1973; HORNER *et al.*, 1972, 1973, 1976).

Ainsi RUSSELL *et al.* (1973) rapportent sur 5 cycles de sélection par rapport à une lignée, une amélioration de 4,5 p. 100 (3,09 q) par cycle du croisement population $\times$ testeur, avec une amélioration très significative de la valeur propre de la population (2,06 q) et une amélioration encore plus importante (3,63 q) de la valeur en combinaison de cette population avec une synthétique non apparentée. De même HORNER *et al.* (1976) ont obtenu des résultats très significatifs avec un testeur hybride simple sur 7 cycles de sélection (2,6 p. 100 /cycle pour le croisement population $\times$ testeur) et un progrès de même ordre dans le croisement de la population avec une population non apparentée. Un testeur hybride simple apparaît aussi efficace qu'un testeur lignée. Mais, comme il n'y a pas d'expérience avec le même matériel, il est difficile de conclure : il est probable qu'un testeur hybride simple peut permettre des améliorations relatives aussi bonnes qu'une lignée, mais le potentiel doit être plus faible. Toutefois dans le cas de multiallélisme, le testeur hybride simple pourrait bien être aussi bon en valeur absolue qu'un testeur lignée (SCHNELL, 1961).

De plus les travaux de HORNER *et al.* (1972) montrent qu'un testeur lignée peut être plus efficace pour améliorer l'AGC d'une population que la population elle-même.

Enfin, il est remarquable que de l'ensemble des résultats sur Maïs, relatifs à la sélection à testeur constant, passés en revue par HALLAUER (1975), il apparaît un rôle assez faible du testeur dans l'amélioration de la valeur en combinaison d'une population, il faut seulement qu'il ait une base assez étroite.

Reçu pour publication en juin 1978.

Summary

Population improvement, breeding methods and creation of varieties
III. — *Theoretical bases for reciprocal recurrent selection*

According to the nature : 1) of the selected units (individuals, full-sib or half-sib families); 2) of the criterion of test (full-sib or half-sib progenies) and 3) of the control of the within population selection on the two sexes, it is possible to list different breeding methods of several populations (2, 3, 4...) for their combining abilities in two, three or four way combinations. Two-way selection or reciprocal selection is adapted to develop single-cross varieties, and in some situations three and four-way selection are adapted to develop three way and double hybrids respectively. In this paper at the level of genetic advance we have only studied the case of reciprocal recurrent selection (RRS), considering recurrent selection of one population for its combining ability with a tester as a particular case of RRS.

Different possible schemes of RRS have been considered, beside already known procedures of half-sib and full-sib RRS. Such procedures are in fact individual RRS procedures with control of selection of both sexes, and one cycle takes three generations (mating design for test, test and intra-population intercrossing. With the control of selection only on one sexe in each population (maternal selection) the three operations can be together in only one generation. Using half sib families for the test and for intra-population intercrossing, this apparently new procedure can be compared to the well known « ear-to-row » intra-population procedure in corn. It is possible to have the same procedures with family RRS, i.e., the selected units are half-sib or full-sib families. So, tested units are progenies (pair progenies equivalent of full-sib progenies, or top cross progenies equivalent to half-sib progenies) from these families. Such schemes take also three generations with the control of selection of the two sexes. However, it is also possible to control selection on only one sexe, so the cycle can be complete in one generation. All kinds of RRS have their equivalent with selection with a constant tester. Individual and family combined RRS can also be developed.

We consider the genetic advance at the level of the hybrid population after intra-population intercrossing of the selected units. General expressions already given by GRIFFING for classical RRS procedure give genetic advances at the level of the hybrid population before inter crossing. For such procedures our direct expression can be derive from GRIFFING's formulae by adding one generation of relaxation of selection. Our direct approach allows for all breeding procedures a direct expression in terms of covariances between relatives whatever ploidy level and genetic effects (including reciprocal effects). In diploids to express the covariances between relatives in terms of components of the genetic variance of a hybrid population we have developed a general expression of covariances between relatives of the generation n, and of covariances between relatives in generations $(n - 1)$ and n. Known results of the dynamics of genetic advance and of potential are discussed. The effect of inbreeding is also envisaged, it increases genetic advance per cycle, but can decreases the genetic advance per unit of time. A general expression of the correlated response of the intra-population value is given.

On the basis of the expressions of their theoretical genetic advance per cycle and according to the length of their cycle, the different breeding procedures have been compared. With the same degree of control of selection on the two sexes, individual RRS procedures will be more efficient than their equivalent family RRS procedures. Among individual RRS procedures the possible interest of RRS with control of selection on only one sex in each population is underlined (equivalent to ear-to-row method). One cycle of such a procedure uses 1/16 of additive variance in each population and is possible in one generation, while classical RRS uses 1/4 of additive variance but with 3 generations. However one cycle of one generation is very constraining and it is more easy to change in one cycle of two generations, i.e., to develop matings for test and intra-population intercrossing, after the results of the previous tests. If intra and inter-population intercrossing are realised in off season generation, then, for an annual plant, the two schemes use the same amount of additive variance.

The same conclusions also applied for procedures with a constant tester.

Expected genetic advances by half-sib and full-sib RRS are discussed. It appears for hybrid population improvement that half-sib RRS (with maternal half-sib) would be better than full-sib RRS in the presence of dominance. Low heritabilities will decrease, or suppress this advantage. It is pointed out that in using half sib RRS with paternal half-sibs, it will be efficient to use combined family selection. Full-sib RRS could be more adapted for quick varietal development than for population improvement.

Some experimental results on corn with half-sib RRS compared with some intra-population improvement procedures are discussed. A review of results, also in corn, with recurrent selection with a constant tester tends to show that the improvement in combining ability of the population would be independent of the tester. However from such results it is difficult to conclude on the relative efficiencies of different RRS procedures. From theoretical expressions some investigations are possible by numerical application.

Références bibliographiques

ALLISON J. C. S., CURNOW R. N., 1966. On the choice of tester parent for the breeding of synthetic varieties in maize (*Zea mays* L.). *Crop Sci.*, **6**, 541-544.

COMSTOCK R. E., ROBINSON H. F., HARVEY P. H., 1949. A breeding procedure designed to make maximum use of both general and specific combining ability. *Agron. J.*, **41**, 360-367.

CRESS C. E., 1966. A comparison of recurrent selection systems. *Genetics*, **54**, 1371-1379.

CRESS C. E., 1967. Reciprocal recurrent selection and modifications in simulated populations. *Crop Sci.*, **7**, 561-567.

DARRAH L. L., EBERHART S. A., PENNY L. H., 1972. A maize breeding methods study in Kenya. *Crop Sci.*, **12**, 605-608.

DEMARLY Y., 1972. Commentaires sur les aptitudes à la combinaison. *Ann. Amélior. Plantes*, **22**, 187-200.

DEMARLY Y., 1977. *Génétique et amélioration des Plantes*. Masson, Paris, 287 p.

EBERHART S. A., DEBELA S., HALLAUER A. R., 1973. Reciprocal recurrent selection in the BSSS and BSCB 1 maize populations and half-sib selection in BSSS. *Crop Sci.*, **13**, 451-456.

EHDAIE B., CRESS C. E., 1973. Simulation in cyclic single cross selection. *Theor. appl. Genet.*, **43**, 374-380.

EMPIG L. T., GARNER C. O., COMPTON W. A., 1971. Theoretical gains for different population improvement procedures. Univ. of Nebraska, Agr. Exp. St., MP 26.

GALLAIS A., 1970. Covariances entre apparentés quelconques avec linkage et épistasie. I. — Expression générale. II. — Évolution en régime d'autofécondation. *Ann. Génét. Sél. anim.*, **2**, 281-310, 417-427.

GALLAIS A., 1973*a*. Sélection pour plusieurs caractèrs, synthèse critique et généralisation. *Ann. Amélior. Plantes*, **23**, 183-208.

GALLAIS A., 1973*b*. Some factors affecting the strategy of breeding for yield in cross fertilized forage plants. *Proc. 1st Meeting Eucarpia Section « Biometrics in plant breeding »*. Ed H. Rundfeldt and G. Wricke. Hannover, 9-19.

GALLAIS A., 1974. Covariance between arbitrary relatives with linkage and epistasis in the case of linkage disequilibrium. *Biometrics*, **30**, 429-446.

GALLAIS A., 1975. Selection with truncation in autotetraploids. Comparison with diploids. *Theor. appl. Genet.*, **46**, 387-394.

GALLAIS A., 1976. Sur la signification de l'aptitude générale à la combinaison. *Ann. Amélior. Plantes*, **26**, 1-13.

GALLAIS A., 1977*a*. Amélioration des populations, méthodes de sélection et création de variétés. I. Synthèse sur les problèmes généraux et sur la base théorique pour la sélection récurrente intra-population. *Ann. Amélior. Plantes*, **27**, 281-329.

GALLAIS A., 1977*b*. *Contribution à l'étude théorique et expérimentale de l'hétérosis chez une plante allogame autotétraploïde*. Thèse Fac. Sci. Orsay, 341 p.

GALLAIS A., 1978. Amélioration des populations, méthodes de sélection et création de variétés. II. Le concept de valeur variétale de génotypes et ses conséquences pour la sélection récurrente. *Ann. Amélior. Plantes*, **28**, (3), 269-287.

GRIFFING B., 1962. Prediction formulae for general combining ability selection methods utilizing one or two random-mating populations. *Aust. J. biol. Sci.*, **15**, 650-665.

GRIFFING B., 1963. Comparisons of potentials for general combining ability selection methods utilizing one or two random-mating populations. *Aust. J. biol. Sci.*, **16**, 838-862.

GRIFFING B., 1975. Efficiency changes due to use of doubled-haploids in recurrent selection methods. *Theor. appl. Genet.*, **46**, 367-386.

HALLAUER A. R., 1967. Performance of single-cross hybrids from two eared maize populations. *Annu. Hybrid Corn Industry Res. Conf. Proc.*, **22**, 74-81.

HALLAUER A. R., 1967. Development of single-cross hybrids from two-eared maize populations. *Crop Sci.*, **7**, 192-195.

HALLAUER A. R., 1970. Genetic variability for yield after four cycles of reciprocal recurrent selection in maize. *Crop Sci.*, **10**, 482-485.

HALLAUER A. R., 1973. Hybrid development and population improvement in maize by reciprocal full-sib selection. *Egypt. J. Genet. Cytol.*, **2**, 84-101.

HALLAUER A. R., 1975. Relation of gene action and type of tester in maize breeding procedures. *Proc.* **30***th Annual Corn and Sorghum Res. Conf.*, 150-165.

HALLAUER A. R., EBERHART S. A., 1970. Reciprocal full-sib selection. *Crop Sci.*, **10**, 315-316.

HOEGEMEYER T. C., HALLAUER A. R., 1976. Selection among and within full-sib families to develop single-crosses of maize. *Crop Sci.*, **16**, 76-81.

HORNER E. S., CHAPMAN W. H., LANDY H. W., LUTRICK M. C., 1972. Commercial utilization of the products of recurrent selection for specific combining ability in maize. *Crop Sci.*, **12**, 602-604.

HORNER E. S., LUNDY H. W., LUTRICK M. C., CHAPMAN W. H., 1973. Comparison of three methods of recurrent selection in maize. *Crop Sci.*, **13**, 485-489.

HORNER E. S., LUTRICK M. C., CHAPMAN W. H., MARTIN F. G., 1976. Effect of recurrent selection for combining ability with a single-cross tester in maize. *Crop Sci.*, **16**, 5-8.

HULL F. H., 1945. Recurrent selection for specific combining ability in corn. *J. Amer. Soc. Agron.*, **37**, 134-145.

JONES L. P., COMPTON W. A., GARDNER C. O., 1971. Comparison of full and half-sib reciprocal recurrent selection. *Theor. appl. Genet.*, **41**, 36-39.

KOJIMA K., KELLEHER T. M., 1963. A comparison of purebred and crossbred selection schemes with two populations of *Drosophila pseudo-obscura*. *Genetics*, **48**, 57-72.

LONNQUIST J. H., WILLIAMS N. E., 1967. Development of maize hybrids through selection among full-sib families. *Crop Sci.*, **7**, 369-370.

MATHER K., 1949. *Biometrical Genetics*. Methuen, London, 162 p.

MOLL R. H., ROBINSON H. F., 1967. Quantitative genetic investigations of yield in maize. *Züchter.*, **37**, 192-199.

MOLL R. H., STUBER C. W., 1971. Comparisons of response to alternative selection procedures initiated with two populations of maize (*Zea mays* L.). *Crop Sci.*, **11**, 706-711.

MOLL R. A., STUBER C. W., 1974. Quantitative genetics. Empirical results relevant to plant breeding. *Adv. Agron.* **26**, 277-313.

MORENO-GONZALEZ J., GRASSMAN M., 1976. Theoretical modifications of reciprocal recurrent selection. *Genetics*, **84**, 95-111.

PATERNIANI E., VENCOVSKY, 1977. Reciprocal recurrent selection in maize (*Zea mays* L.) based of testcrosses of half-sib families. *Maydica*, **22**, 141-152.

PENNY L. H., EBERHART S. A., 1971. Twenty years of reciprocal recurrent selection with two synthetic varieties of maize (*Zea mays* L.) *Crop Sci.*, **11**, 900-903.

RAWLINGS J. O., THOMPSON D. L., 1962. Performance level as criterion for the choice of maize testers. *Crop Sci.*, **2**, 217-220.

RUSSELL W. A., 1973. Improvment of maize populations for sources of inbred lines. *Proc.* **7***th Meeting Eucarpia Section « Maize and Sorghum »*, Zagreb.

RUSSELL W. A., EBERHART S. A., VEGA U. A., 1973. Recurrent selection for specific combining ability for yield in two maize populations. *Crop Sci.*, **13**, 257-261.

RUSSELL W. A., EBERHART S. A., 1975. Hybrid performance of selected maize lines from reciprocal and test-cross selection programs. *Crop Sci.*, **15**, 1-4.

SCHNELL F. W., 1961. On some aspects of reciprocal recurrent selection. *Euphytica*, **10**, 24-30.

SCHNELL F. W., 1975. Type of variety and average performance in hybrid maize. *Z. Pflanzenzüchtung*, **74**, 177-188.

STUBER C. W., COCKERHAM C. C., 1966. Gene effects and variances in hybrid populations. *Genetics*, **54**, 1279-1286.

SUWANTARADON K., EBERHART S. A., 1974. Developing hybrids from two improved maize populations. *Theor. appl. Genet.*, **44**, 206-210.

Ann. Amélior. Plantes, 1978, **28** (6), 667-674.

Number of lines for synthetic varieties in rye

G. WRICKE and W. E. WEBER

Institut für Angewandte Genetik d. Techn. Universität
Hannover, Germany

Summary

Synthetic varieties take an intermediate position between panmictic varieties and hybrids. They are connected with hybrids in so far as the variety is based on a limited number of genotypes, which leads to a certain degree of inbreeding depression.

Also another effect has to be taken into account in a breeding program of synthetics. The inbreeding depression is reduced when the number of lines is increased, but the average performance of the lines is lowered compared with the selection of a few top lines. So, a number of lines must exist, which will give the best synthetic variety. For rye we tried to estimate this number.

18 I_3-lines going back to populations of crosses between the varieties, " Petkuser Kurzstroh ", " Heines Hellkorn " and " Carstens Roggen " and most of the 153 possible crosses (reciprocals omitted) of the I_2-lines were tested at 2 locations. The results showed a large interaction between lines and locations mainly caused by 3 lines. So the predictions for the best synthetics were different for both locations. The predicted optimum number was in the range of 3 to 8, but could not be estimated more exactly. The ratio of δ/σ was about 6 with δ = average performance of cross progenies minus self progenies and σ = phenotypic standard deviation for lines. For such a ratio theoretically the optimum line number for our material should be about 7.

1. — Introduction

In cross fertilizing crops synthetic varieties take an intermediate position between panmictic varieties and hybrids. In that the variety is based on a limited number of genotypes, it is connected with hybrids. Nevertheless they are more comparable to panmictic varieties as there is no seed production by controlled pollination. The limited number of genotypes leads to a certain degree of inbreeding depression.

Also another effect has to be taken into account in a breeding program of

[1] Communication presented at the 3*rd* Meeting of Eucarpia, Section « Biometrics in Plant Breeding », Cambridge, U.K., 4-6th April 1978.

synthetics. The inbreeding depression is reduced when the number of lines is increased, but the average performance of the lines is lowered compared with the selection of a few top lines. So, a number of lines must exist, which will give the best synthetic variety. For rye we tried to estimate this number and used the following formula:

$$\text{Syn} = (Y_0 + (n - 1)\, Y_1)/n;$$

with n = number of lines;
Y_0 = average performance of selfed progenies;
Y_1 = average performance of cross progenies
(BUSBICE, 1970; GALLAIS *et al.*, 1970).

For diploids this formula can only be used if there is no epistasis and therefore a linear relationship between the degree of inbreeding and the measured character. For rye, experimental results by WRICKE (1974) showed such a linear relationship. GALLAIS (1976) proposed some other prediction formulas, which allow the presence of epistasis. These formulas cannot be used here since they need beside the S_1-performance and the F_1-generation some other relationships like the F_2-generation or backcrosses.

In rye a 2 loci-system of self incompatibility is established. So it can be expected, that the degree of inbreeding in the synthetic variety is $(1 + F)/(2n)$ and remains constant, starting with Syn_2. F is the inbreeding coefficient of the lines used to build up the synthetic variety. If the lines are completely inbred the degree of inbreeding of the synthetic variety is $1/n$.

2. — Material and methods

For the experiments 18 I_2 lines were used and the self and cross progenies of these 18 lines were evaluated in experiments. Plants for selfing and cross pollination were isolated by bags. Cross pollination was controlled by clipping the glumes of the seed parent. The 18 lines go back to populations of crosses between the varieties " Petkuser Kurzstroh ", " Heines Hellkorn " and " Carstens Roggen ". These populations contained the gene for self fertility which was introduced from the Canadian variety " Dakold ". Most of the rest of the " Dakold "-genome was eliminated by a backcross breeding program.

Due to the self fertility of the lines it is expected, that the synthetics of such lines also produce selfs. So, the degree of inbreeding in the synthetics is increased. For practical purpose it should be necessary to eliminate the self fertility genes, which takes additional time. On the other hand the production of inbred lines in normal populations with the incompatibility system is very difficult. However, this problem shall not be discussed further on.

It should be mentioned, that 15 of 18 lines could be traced back to five crosses, 3 lines to each cross.

The experiments were conducted at two locations in 1976. Klausheide with sandy soil and Ruthe with silty soil. Not all possible crosses between the 18 lines yielded enough seed for the experiments. This increases the uncertainty of the prediction for the synthetics. In Klausheide the trial contained 121 progenies in a lattice design with two replications, the 18 I_3-lines twice, 82 of the 153 possible cross progenies and for comparison the varieties " Nomaro ", " Kustro " and

" Pekuro ". In Ruthe 169 progenies were evaluated in a lattice with two replications, again the 18 I_3-lines twice, 130 of the 153 possible cross progenies and the same three varieties. The plots consisted of two rows each, 50 cm long with a normal plant density resulting from a seed rate of about 120 kg/ha.

The performance of the synthetics was estimated by averaging all existing progenies (selfs and crosses). Since the experiment contained all self progenies, but some crosses were missing, the prediction is biassed by an overestimation of the inbreeding depression. We do not believe, that the general statements are influenced by this fact.

We measured yield (grams/plot) and plant height (cm). The correlation between these two characters was positive. In Klausheide r was 0.79 and in Ruthe 0.74. Since short varieties are desired, the breeder may accept a small yield depression if the plant height is reduced. Therefore we have calculated an index:

index = yield $\times$ (1 — (L — $\overline{L}$)/300 cm),
with L = plant height of the progeny and $\overline{L}$ = average plant height of the varieties " Nomaro ", " Kustro " and " Pekuro ".

This means that if a progeny is 3 cm shorter its yield is raised for 1 p. 100.

3. — Results and discussion

The average yield and plant height of self and cross progenies at the two locations are summarized on table 1. The self progenies show a reduction of yield to 34 p. 100 of the cross progenies. So, the number of lines in a synthetic variety must not be too small, due to the reduction of yield by inbreeding depression

In figure 1 the lines are classified for yield. The range is different at the two locations. But there are also different reactions of the lines at the two locations. 3 lines (no. F, H and T) were much better in Ruthe than in Klausheide. The lines H and T produced shrunken seed at Klausheide with the sandy soil,

TABLE 1

Average plant height (cm) and yield (g/plot) of self and cross progenies of 18 I_2-lines of rye

Location	Character	Selfes	Crosses	$\frac{\text{Selfs}}{\text{Crosses}} \cdot 100$
Klausheide	Plant height.	224	279	80.3
	Yield	120	348	34.5
Ruthe	Plant height.	187	239	78.2
	Yield	157	450	34.8

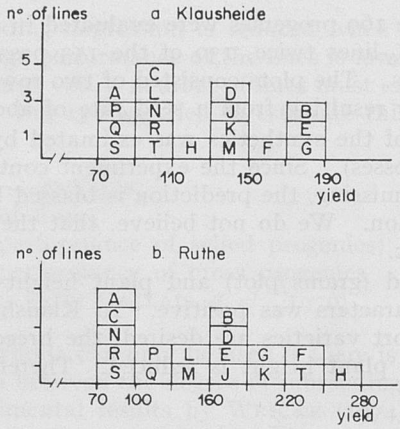


FIG. 1. — *Yield (g/plot) of 18 I_3-lines of rye.*

but normal seed on silty soil at Ruthe. Thus, the correlation between the two locations was only 0.26 for the self progenies.

Table 2 presents the prediction of yield for the best synthetic variety with different numbers of lines, based on self progenies alone (yield 1) or on self and cross progenies (yield 2). Lines A, C, L, N, P, Q, R and S were never selected.

The table shows, that the lines, selected by the two methods, differ. In Klausheide lines E, F and G are selected by both methods, in Ruthe lines F, H and T.

Here we see the influence of the interaction between lines and locations. In Klausheide the yield of lines H and T and also of their combinations is very low. In Ruthe not all lines of the selected line combination for few lines appear in the best synthetics of more lines. This is due to the method, to choose only the best one. But other line combinations as for example:

4 lines: E, F, H and T = 481
F, H, J and T = 486
5 lines: E, F, H, J and T = 493

are nearly as good as the best one.

The results show, that the line number for the best synthetic variety must lie between 3 and 8 for our material, but within this wide range there is nearly no difference in yield performance. No combination of 9 or 10 lines reached the values given in the table. 8 of the 18 lines never appeared in any combination. These were the lines with the lowest yield of self progenies. The results are changed, if the selection is based on the index described earlier since the relationship between yield and plant height is not strongly linear. Figure 2 gives the scatter diagram for yield and height for the self progenies. The results are summarized again in table 2. For the index we have not calculated the line combinations based on self progenies only, because the inbreeding depression has reduced plant height very much in inbred lines compared with the commercial varieties. In comparison with the results for the yield, there was no important change in Klausheide, but in Ruthe line F never appeared in any of the best combinations but line M also in the synthetics of 2, 4, 5, 6 and 7 lines. If the index is chosen in a way that the yield is changed more drastically —although we do not think

TABLE 2

Predicted yield and index value of the best synthetics

Number of lines	Yield 1 (*)		Yield 2 (*)		Indes value (*)	
	Line comb.	Value g/plot	Line comb.	Value g/plot	Line comb.	Value
a) Klausheide :						
2	E, G	309	F, J	333	F, K	338
3	E, G, B	319	F, J, G	367	F, K, G	376
4	E, G, B, F	353	F, J, G, E	378	F, K, G, E,	375
5	E, G, B, F, J	371	F, J, G, E, H	373	F, K, G, E, M,	370
6	E, G, B, F, J, M,	362	F, J, G, E, H, B	370	B, E, F, G, H, K,	363
7	E, G, B, F, J, M, D	358	F, J, G, E, H, B, D	363	B, E, F, G, H, K, D,	356
8	E, G, B, F, J, M, D, K	350	F, J, G, E, H, B, D, T	361	B, E, F, G, H, K, D, T	353
b) Ruthe :						
2	F, H	385	H, T	461	D, M	434
3	F, H, T	486	H, T, F	486	B, D, J	473
4	F, H, T, G	482	D, H, M, T	489	B, D, J, M	484
5	F, H, T, G, K	458	E, F, G, J, T	495	B, D, J, M, E	492
6	F, H, T, G, K, E	475	E, F, G, J, T, H	497	B, D, J, M, E, T	485
7	F, H, T, G, K, E, B	462	B, D, E, F, H, J, T	497	B, D, J, M, E, T, H	486
8	F, H, T, G, K, E, B, J	463	B. D, E, F, H, J, T, M	501	B, D, J, M, E, T, H, G	480

(*) Yield 1 : Predicted yield of the synthetic variety, if the *n* best selfs are selected.
Yield 2 : Predicted yield of the best synthetic variety of *n* lines.
Index value : Predicted index value of the best synthetic variety of *n* lines.

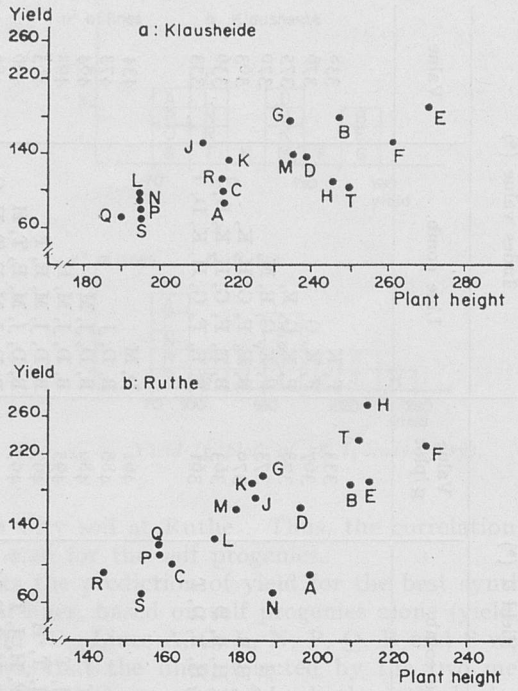


FIG. 2. — *Yield (g/plot) and plant height (cm) of 18 I_3-lines of rye.*

that such an index would be realistic from an economic point of view— the picture would be completely changed.

15 lines (excluding lines A, M and N) could be related to 5 sources. It is expected, that the average performance of a synthetic of 5 lines should be better if the lines all come from different sources. Table 3 shows the result for yield, if the lines come from 5, 4 or 3 sources. The differences are small, but in the expected direction. We think that the differences should be greater if the distance between the sources is larger.

As mentioned earlier, the number of lines, giving the best synthetic variety, depends on the factors inbreeding depression and average performance of the

TABLE 3

Average yield prediction for synthetics of 5 lines from different sources

	Klausheide	Ruthe
5 sources	275	387
4 sources	272	384
3 sources	269	381

lines. In the experiment we could not give a more exact value than the range from 3 to 8. On the other side, 8 lines never appear in a good synthetic variety. This may be due to the fact that the experiments were not complete. The method of calculation leads to biased values, and the bias is stronger if crosses are missing in synthetics with only few lines. Insofar we cannot rule out, that for synthetics with 3, 4 or 5 lines the best one could not be detected due to the missing crosses. But from the 45 possible crosses of the 10 best lines, in Ruthe only one cross (J × T) was missing and in Klausheide 9. So the bias should not be overestimated.

The average of the selfed progenies is lower, if more lines are included. Suppose, the distribution of the self progenies can be approximated by a normal distribution with mean μ and variance σ^2. Then the average μ_s of the selected part of lines, expressed in standard deviation, is $\mu_s = \mu + i\sigma$ with i = selection intensity, if there is no experimental error.

We make the further assumption, that each cross brings an increase δ in yield over the average of the corresponding self progenies. Then a synthetic variety of m out of n lines, Syn (m), has an expected yield of

$$\text{Syn } (m) = \mu + i_{m/n}\sigma + \frac{m-1}{m}\delta,$$

since the proportion of crosses is $(m-1)/m$. Only the relation δ/σ is important. In our experiment we got 6.0 in Klausheide and 6.6 in Ruthe. The greater δ/σ, the greater is the optimum number of lines. The table 4 gives the results

TABLE 4

Optimum line number for synthetics

No. lines available	δ/σ					
	1	2	3	5	7	10
10	2	3	4	6	7	8
18	2	4	5	7	9	11
50	3	5	6	9	12	15
100	3	5	7	10	14	18

σ = genetic standard deviation of selfed progenies.
δ = average difference between crosses and corresponding selfs.

for a different number of lines in the material (n = 10; 18; 50; 100) and some values for δ/σ. In our experiment we should expect about 7 lines for the best synthetic variety. A deviation of 1 from the optimal line number does not change the yield of the synthetics very much. But the deviation should not be larger. The table shows that, starting with a large number of lines, the number of lines for a good synthetic variety is considerably high, if the relations $\delta/\sigma = 6$ holds.

In this situation, that the inbreeding depression is very high as our experiments with rye show, good synthetic varieties cannot consist of only a few

lines due to the great influence of the inbreeding depression. On the other side, if many lines are put together in a synthetic variety for the performance of the population the general combining ability is more important than the specific combining ability. This situation is also true for open pollinating varieties.

Reçu pour publication en septembre 1978.

Acknowledgement

The authors wish to thank Mrs. R. PETERS and Mrs. H. NEINERT for their help in conducting the field experiments.

References

BUSBICE T. H., 1970. Predicting yield of synthetic varieties. *Crop Sci.*, **10**, 265-269.

GALLAIS A., GUY P., LENOBLE M., 1970. Models for varieties in cross-fertilized forage plants. *Proc.* **11***th Internat. Grassland Congress*, Univ. Queensland Press.

GALLAIS A., 1976. Development and application of prediction formulae for synthetics. *Ann. Amélior. Plantes*, **26**, 623-628.

WRICKE G., 1973. Inzuchtdepression und Genwirkung beim Roggen (*Secale cereale*). *Theor. appl. Genet.*, **43**, 83-87.

Ann. Amélior. Plantes, 1978, **28** (6), 675-684.

Destinée de la mutation induite chez les plantes supérieures

André CORNU

Laboratoire de Mutagenèse
Station d'Amélioration des Plantes,
Centre de Recherches de Dijon, I.N.R.A.,
B.V. 1540, 21034 Dijon

Résumé

Une mutation induite dans une cellule somatique végétale doit franchir de nombreux obstacles avant son isolement et son utilisation finale.

Cette évolution comporte essentiellement trois phases critiques :

1) La phase somatique, si l'induction a eu lieu dans un méristème. Seul, le développement de la file cellulaire mutée dans la couche sporogène permet le passage aux générations suivantes.

2) La phase haploïde, qui suit la méiose et la gamétogenèse. C'est un crible très sévère pour beaucoup de mutations chromosomiques, en particulier les délétions. Un chromosome déficient ne peut être transmis que par un gamète diploïde ou disomique.

3) La phase homozygote diploïde. Cette phase est génératrice de létalité et de stérilité pour beaucoup de mutants en voie d'isolement.

Il existe donc chez les plantes supérieures différentes modalités de contre-sélection des mutations; elles constituent un ensemble extrêmement puissant et efficace. Des expériences faites sur Pétunia avec différents marqueurs géniques montrent que le taux de mutations par locus finalement utilisables en reproduction sexuée est de l'ordre de 1 à 5 pour 10 000 plantes M_1 obtenues.

Des conclusions pratiques sont tirées de ces résultats : elles concernent le choix de l'organe à traiter, le choix d'une dose et du type d'agent mutagène à utiliser, en fonction du but poursuivi.

Introduction

DOMMERGUES (1962) avait traité de la destinée de la cellule mutée, c'est-à-dire d'une cellule porteuse de mutation au cours du développement de la plante et des possibilités d'expansion des tissus mutés dans cette plante M_1. DULIEU (1970) avait complété et précisé les lois de cette expansion en utilisant le marquage fourni par des mutations de déficience chlorophyllienne induites par traitement chimique.

Nous traiterons ici, au moyen d'exemples précis, du devenir à partir de la cellule originellement mutée, de la mutation elle-même, au-delà de la première génération que constitue la M_1, si toutefois elle a pu atteindre les tissus sporogènes de celle-ci et se trouver en mesure d'être transmise aux générations ultérieures.

1. — L'évolution somatique

Rappelons tout d'abord les conditions nécessaires pour qu'une mutation induite parvienne jusqu'aux tissus sporogènes. Si l'on prend le cas d'un traitement mutagène effectué sur graines, ce qui est le cas le plus fréquent et la chose la plus facile à réaliser, il faut bien sûr considérer la structure de cette graine, en fait celle de l'embryon qu'elle contient puisque c'est lui qui va donner naissance à la plante. Mais ce qui nous intéresse ici c'est la partie aérienne de la plante, celle qui va donner les fleurs. Si la mutation induite se produit dans une cellule de la radicule, elle est perdue; si elle se produit dans une cellule cotylédonaire, elle est perdue également (sauf procédés spéciaux de récupération); sa seule chance de se perpétuer est qu'elle ait lieu dans une cellule de l'épicotyle, qui est un massif cellulaire généralement de taille réduite (quelques dizaines de cellules) et qui est à l'origine de l'apex caulinaire de la future plante. A partir de là, la file cellulaire mutée, après les quelques replications qui sont nécessaires à la mutation pour devenir potentiellement fonctionnelle, sera en mesure de s'étendre dans les organes aériens de la plante. Si la mutation induite ne confère pas aux cellules porteuses un handicap trop lourd, les défavorisant par rapport aux cellules normales (sélection diplontique), l'étalement du secteur muté est alors fonction de sa localisation dans le méristème terminal et du type de fonctionnement de celui-ci (Dulieu, 1969); une position trop latérale peut très bien le faire passer tout entier dans la construction d'une feuille, et son histoire s'arrête là; il faudra que le secteur où se fera son expansion englobe tout ou partie d'une inflorescence pour être sexuellement transmissible. Mais il reste encore une condition pour que cette mutation soit distribuée aux gamètes par le processus de la méiose, c'est que le tissu muté appartienne à la couche sporogène, c'est-à-dire la tunica-2, qui est la seule à avoir cette propriété dans la plupart des espèces; or les cellules qui sont à l'origine des tunicas et du corpus préexistent déjà dans l'épicotyle : donc la situation « mutation dans l'épicotyle » si elle est nécessaire, n'est pas suffisante, il faut aussi qu'elle soit localisée dans les quelques cellules qui seront à l'origine de la tunica-2 de l'apex caulinaire.

2. — Le passage par la phase haploïde

A partir de là, on entre dans une phase de reproduction sexuée, qui commence par la production de gamètes. Un premier obstacle peut se présenter, c'est la stérilité des plantes M_1; il arrive que cette stérilité soit totale (Singh, 1975), mais c'est un cas relativement rare et que de toutes façons, on doit pouvoir éviter en diminuant les doses employées, que l'agent mutagène soit physique ou chimique.

S'il y a production de gamètes, et si on veut suivre le devenir de la mutation induite dans cette première phase haploïde, il devient nécessaire d'utiliser un marquage génétique, comme on l'avait fait pour le passage à travers la plante

M_1. Dans une recherche classique de mutation à partir d'un traitement de graines, on utilise normalement des lignées homozygotes : les mutations induites sont généralement récessives et par conséquent les tissus mutés non visibles en M_1; c'est pourquoi nous avons pensé utiliser des plantes hétérozygotes pour des marqueurs particuliers, anthocyaniques par exemple. Cependant, les marqueurs anthocyaniques présentent le désavantage de ne déceler les mutations qu'au niveau de la couche épidermique (t_1), dans laquelle seule, au moins dans les fleurs, sont synthétisées les anthocyanes, mais comme cette couche n'est pas sporogène, la mutation visible n'est pas transmise à la génération suivante. Nous avons pu tourner la difficulté en mettant au point des traitements appliqués aux gamètes ou aux zygotes qui nous permettaient d'éviter les chimères et de travailler sur des plantes homogènes dans toutes leurs couches.

Prenons l'exemple du Pétunia, matériel sur lequel les traitements de gamètes et de zygotes ont été mis au point (Dommergues et Cornu, 1974), exemple qui concerne deux séries d'expériences sur des marqueurs du chromosome VI et du chromosome V. La technique consistait à utiliser deux lignées complémentaires de façon à obtenir des plantes M_1 hétérozygotes pour les marqueurs du chromosome considéré. Ainsi pour le chromosome VI nous disposions de deux loci très voisins A et R, tous deux bien étudiés pour leurs rôles dans la régulation de la synthèse de certaines anthocyanes.

Pour étudier la répartition des mutations dans les gamètes produits par la plante M_1, nous avons utilisé des test-cross par une lignée polyrécessive pour les marqueurs considérés. Ces test-cross doivent normalement faire apparaître deux types de descendants marqués dans le cas qui nous occupe par les gènes Ar et aR respectivement :

$$\frac{(A)r}{aR} \times \frac{ar}{ar} \rightarrow \frac{aR}{ar} + \frac{(A)r}{ar}$$

Si une mutation (A) est intervenue au locus A par exemple, elle sera visible sur la plante M_1 et transmissible aux gamètes si elle est due à un traitement de gamètes et de zygotes. Quel que soit le type de mutation induite, on doit voir apparaître dans la descendance, deux sortes de phénotypes suivant qu'on a transmission de l'allèle R ou de l'allèle r voisin. Or dans certains cas, on ne trouve qu'un phénotype, celui marqué par R (facilement détectable, car il ne s'agit pas de la même anthocyane que dans le cas de r) : c'est le cas des mutants que nous avons appelé monogamétiques (Cornu et Dommergues, 1974) parce que la phase haploïde ici ne semble comporter qu'une seule sorte de gamètes, ceux qui portent les gènes liés a et R. Autrement dit, la mutation induite en A n'est pas transmise.

L'hypothèse la plus vraisemblable que nous avons été amené à adopter dans le cas de ces mutants monogamétiques est celle d'une délétion englobant le gène A. Cette hypothèse est corroborée par de nombreux autres faits, en particulier par des résultats obtenus sur d'autres chromosomes du Pétunia, marqués d'une manière plus précise et où dans certains cas on a pu déceler cytologiquement la délétion (Maizonnier, 1976). Mentionnons qu'il existe même des cas de mutants monogamétiques où A n'est pas affecté dans la plante M_1 mais tout de même non transmis aux plantes M_2 : il s'agit cette fois d'une délétion de plus petite taille, probablement terminale et distale par rapport au locus A.

L'examen du tableau I montre de très grandes différences entre traitements du point de vue de la production de mutants monogamétiques. Il est certain que les rayons γ en induisent beaucoup plus que les traitements MSE (cf. comparaison zygotes), simplement parce qu'ils provoquent beaucoup plus de cassures

TABLEAU I

Petunia locus An2(= A) (*chromosome VI*)

Traitements mutagènes	Plantes M_1 observées (N)	Mutants monogamétiques	Mutants digamétiques	Mutations isolées à l'état homozygotes	
				Nombre (m)	Taux (m/N)
Rayons γ sur microsporocytes	3 500	0	2	2	$5{,}7 \times 10^{-4}$
Rayons γ sur pollen . . .	11 240	198	5	4	$3{,}5 \times 10^{-4}$
Rayons γ sur ovules . . .	4 170	12	0	0	$< 2{,}5 \times 10^{-4}$
Rayons γ sur zygotes . .	24 300	100	7	5	$2{,}1 \times 10^{-4}$
MSE sur zygotes	8 000	8	5	1	$1{,}2 \times 10^{-4}$
Témoins	7 750	1	1	0	$< 1{,}3 \times 10^{-4}$

chromosomiques responsables de la perte d'un fragment chromosomique porteur de *A*. Il est remarquable également que les irradiations faites sur matériel préméiotique n'aboutissent à aucun mutant monogamétique : le tri des délétions a été fait par la phase haploïde qui suit la première méiose. On peut se poser alors la question : comment peut-on induire des délétions par traitement de pollen? La réponse est probablement celle-ci : au moment où l'on l'irradie, le grain de pollen possède deux noyaux, dont le noyau végétatif : le fait qu'une délétion soit induite dans le noyau reproducteur n'implique pas que le noyau végétatif ait été touché : par conséquent, le grain de pollen porteur d'un chromosome déficient est parfaitement capable de germer et de féconder des ovules non traités; c'est même dans le cas des traitements de pollen qu'on obtient le plus de mutants monogamétiques; la raison en est que le grain de pollen est beaucoup plus radiorésistant que le sac embryonnaire avant ou après fécondation.

Donc, les chromosomes déficients ne sont pas transmis à la génération M_2, du moins chez le Pétunia qui est une espèce strictement diploïde. Il existe des cas où des délétions peuvent se transmettre, comme chez certaines plantes tétraploïdes, comme DULIEU (1974) l'a montré chez le Tabac par exemple. Cependant chez le Pétunia, il nous faut tempérer cette affirmation pour deux raisons : 1° la taille de la délétion est un facteur important bien sûr, il n'est pas dit que les délétions de petite taille non décelables avec les moyens dont nous disposons, ne soient pas transmises; d'autres résultats peuvent le suggérer comme nous le verrons plus loin; 2° il existe un autre moyen de transmission pour un chromosome déficient, c'est la trisomie et là, nous avons les moyens de le démontrer. Si l'on dispose de plusieurs gènes marqueurs en bout de chromosomes, c'est le cas pour le chromosome V du Pétunia, et si l'un d'entre eux seulement (le plus terminal) est emporté par la délétion, on constate que dans les descendances des test-cross, il apparaît quelques individus porteurs du gène marqueur le plus proche de la délétion : le contrôle cytologique de ces plantes fait par MAIZONNIER, a démontré qu'à chaque fois on avait affaire à un trisomique V, comportant un chromosome déficient et deux chromosomes normaux; donc le chromosome déficient peut être transmis à la M_2, à condition d'être en surplus; c'est le même mécanisme que pour les tétraploïdes.

3. — Devenir des mutations transmises à la M_2

C'est en utilisant ce marquage plus complet du chromosome V que nous avons essayé de suivre le devenir de ces mutations parvenues jusqu'à la M_2. Les marqueurs (WIERING *et al.*, 1979) dont nous disposons sont pour la plupart des marqueurs floraux; le gène *Hf2*, le plus terminal, est un facteur d'hydroxylation du carbone 5′ du noyau B de la molécule d'anthocyane, le gène *Fn* intervient dans la coloration de la gorge de la corolle; *Mf2* est un facteur de méthylation du carbone 5′ du noyau B de la molécule d'anthocyane et *Po* est déterminant pour la coloration du pollen; on dispose, en plus, du locus *yg* probablement situé sur l'autre bras et dont les mutants sont de légers déficients chlorophylliens. L'hybride F_1 utilisé a dans ce cas la formule suivante :

$$\frac{Yg \quad po \quad mf2 \quad Fn \quad Hf2}{yg \quad Po \quad Mf2 \quad fn \quad hf2}$$

Les traitements mutagènes appliqués de la même manière que précédemment pour le gène *A*, induisent un certain nombre de mutations pour chacun des marqueurs utilisés. Si l'on s'intéresse uniquement à celles qui concernent le locus *Hf2* (tabl. 2), on constate que certaines d'entre elles concernent en même temps

TABLEAU 2

Petunia : locus Hf2 (= P2) (*chromosome V*)

Traitements mutagènes	Plantes M_1 observées (N)	Mutants stériles	Mutants monogamétiques	Mutants digamétiques	Mutations isolées homozygotes		
					Total (m^1)	Autofertiles (m^2)	Taux (m^1/N)
Rayons γ sur pollen	8 550	3	6	4	3	0	$3{,}5 \times 10^{-4}$
Rayons γ sur ovules	4 100	0	2	0	0	0	$< 2{,}5 \times 10^{-4}$
Rayons γ sur zygotes	3 130	1	7	0	0	0	$< 3{,}2 \times 10^{-4}$
MSE sur zygotes .	2 940	1	0	6	3	1	$10{,}2 \times 10^{-4}$
Témoins	2 740	0	0	0	0	0	$< 3{,}6 \times 10^{-4}$

le gène *Fn* (mutants à gorge claire) : il y a perte de fonction des deux gènes dominants : ces plantes sont en général très déficientes. Certaines sont totalement stériles et celles qui ont une descendance sont monogamétiques : il s'agit donc de délétions de grande taille qui englobent à la fois *Hf2* et *Fn*. Les autres mutants de *Hf2* à gorge foncée (donc portant *Fn*) peuvent être soit monogamétiques, soit digamétiques; on peut voir au passage que les mutants monogamétiques sont beaucoup moins nombreux que pour le gène *A*, le chromosome V provenant de

la lignée Pa-3 étant sans doute beaucoup moins radiosensible que le chromosome VI provenant de la lignée Sg. Mais ici ce sont les mutants digamétiques qui nous intéressent. La transmission des deux types de gamètes est en général normale et on retrouve donc dans la descendance des test crosses, les individus porteurs de la mutation, marquée par la présence de *Fn*.

On peut donc espérer isoler la mutation à partir de ces plantes en procédant à leur autofécondation, d'autant plus que les deux autres marqueurs *W* et M_2 sont liés à l'état récessif au gène *Fn*. Or si cette autofécondation peut en général se réaliser sans difficultés, il se présente dans certains cas un premier obstacle : les homozygotes repérables par la présence des caractères régis par *po mf2* (pollen jaune, pas de malvidine) n'apparaissent pas : ils sont létaux et probablement létaux embryonnaires, dans quatre cas sur dix mutants isolés (tabl. 2). Et lorsqu'on veut utiliser les homozygotes enfin isolés, on se heurte à un deuxième obstacle : celui de la stérilité, sous toutes ses formes : autostérilité, stérilité mâle, stérilité femelle. Finalement, un seul mutant de *Hf2* a pu fournir une lignée mutée autofertile : il est assez significatif de constater qu'il s'agissait de la seule mutation de type intermédiaire, ou si l'on veut la seule qui ne corresponde pas à une perte totale de fonction, les autres peuvent être considérées comme des allèles amorphes, conséquence soit d'une délétion de taille réduite, soit d'une mutation non sense,

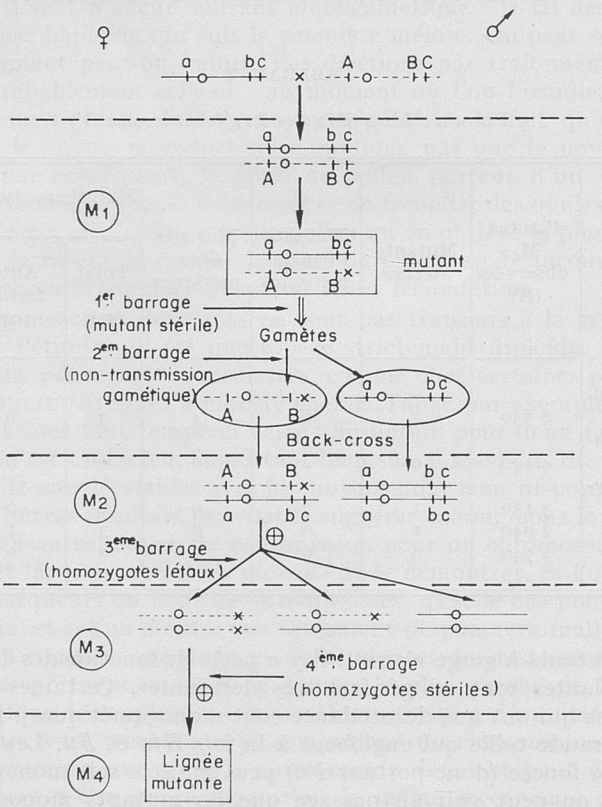


FIG. 1. — *Barrages successifs intervenant en contresélection d'une mutation induite.*

qui s'accompagnerait de phénomènes de létalité ou de stérilité. Mais ces phénomènes ne sont pas forcément généralisables; nous avons obtenu par exemple de nombreux allèles apparemment amorphes au locus A du Pétunia, précédemment cité, et la plupart d'entre eux ont fourni des lignées homozygotes normalement autofertiles.

En résumé, on se trouve donc en présence chez les plantes supérieures, de différentes modalités de contre-sélection des mutations, qui constituent un ensemble extrêmement puissant et efficace (fig. 1). Même compte non tenu de l'élimination somatique en M_1 qui est considérable, mais relativement aveugle, les différents barrages successifs que nous avons évoqués ont pour résultat quel que soit le traitement employé, un taux de mutations par locus finalement utilisables, qui est de l'ordre de 1 à 5 pour 10 000 plantes M_1 observées.

Conclusions pratiques (valables pour la mutagenèse *in vivo* utilisée sur plantes annuelles)

Le choix de l'organe à traiter

Les graines : du point de vue du traitement lui-même, c'est ce qu'il y a de plus simple : trempage dans une solution aqueuse pour la mutagenèse chimique ou envoi de graines à ceux qui disposent d'une source de rayonnement; le plus difficile vient après; les chances que l'on a de récupérer des secteurs mutés dans une zone florifère dépendent de la structure de la graine, de l'ontogénie de l'espèce, de sa biologie florale : une étude préliminaire de la plante à ces différents points de vue est nécessaire. Mais de toutes façons, cette méthode nécessite un matériel très abondant : plusieurs centaines de milliers de plantes si l'on peut faire le tri en M_2, encore plus (c'est le cas du Maïs) si l'on est contraint de le faire en M_3.

Le pollen

L'irradiation ne présente pas de difficultés; le traitement chimique présente quelques difficultés (question de mise au point technique). Ces types de traitement permettent d'obtenir des plantes M_1 homogènes, donc de récolter un minimum de graines M_2 (une centaine par exemple), d'où économie de place et de temps.

Les zygotes

C'est une méthode efficace (aussi bien pour les $R\gamma$ que pour les mutagènes chimiques), à condition de travailler sur une espèce à ovaire largement pluriovulaire, puisqu'en fait c'est un traitement d'ovaire que l'on fait : il est d'autant plus rentable que le nombre de graines obtenues par ovaire est plus grand. Il faut toutefois signaler que l'on n'est pas toujours à l'abri des chimères (visibles grâce au marquage), surtout lorsqu'il s'agit de traitements chimiques.

Les traitements de pollen et de zygotes peuvent être, on l'a vu, très efficaces en ce sens qu'ils peuvent induire toutes sortes de mutations, aussi bien que des

traitements de graines et qu'ils nécessitent un encombrement notablement moins important au niveau des générations ultérieures.

On pourrait être tenté d'utiliser les traitements préméiotiques au vu des résultats obtenus sur Pétunia, cependant le tri qui est fait au cours de la première phase haploïde sera fait de toutes façons au cours de la phase haploïde suivante dans le cas d'autres traitements. Cependant, DE NETTANCOURT et CONTANT (1966) et SILVY (1974) ont montré que ce type de traitements, notamment par irradiations répétées et de faible débit de dose, pouvait être efficace.

Le choix d'un traitement

Une des premières difficultés réside dans le choix de la dose. Il est certain maintenant qu'on ne doit pas utiliser le critère DL50, recommandé il y a quelques dizaines d'années et qui conduit à employer des doses beaucoup trop fortes, la plupart des plantes survivantes étant affectées par une stérilité importante. Les traitements dont nous avons montré les effets à propos des exemples des loci *A* et *Hf2*, n'induisent que très peu de mortalité parmi les plantules M_1; on a vu qu'ils sont tout de même très efficaces bien qu'ils induisent beaucoup de mutations inutilisables. Les cellules de certains organes comme les graines ou les gamétophytes sont capables de supporter les conséquences de plusieurs mutations superposées qui par la suite encombrent les descendances et dont il est difficile de se débarrasser. Il y a donc intérêt à diminuer les doses, quitte à cribler des descendances plus importantes, d'où l'intérêt de traitement du type pollen ou zygote qui limitent le volume des populations à suivre. Il n'en reste pas moins que dans chaque cas, une dose optimale est à trouver : dans l'état actuel des choses, le critère le moins mauvais pourrait être la stérilité induite en M_1 : cela demande l'étude de toute une génération, des mesures plus précises que pour la létalité, mais les indications obtenues seront sûrement plus valables.

Le choix de l'agent mutagène à utiliser est important. Il est certain, et nos essais le démontrent nettement que les rayons gamma produisent beaucoup plus de délétions, donc de cassures chromosomiques que des agents alkylants tels que le MSE. Dans une étude très poussée, menée sur des mutants au locus waxy du Maïs, AMANO (1974), a montré, grâce à des tests de recombinaison intracistronique, en utilisant des hybrides hétéroalléliques du type wx^u/wx^c que la plupart des mutants MSE donnaient des taux de recombinaison importants (2×10^{-5}), alors que les mutants issus de radiation n'en donnaient pratiquement pas, ce qui laisse supposer qu'il n'y a parmi eux que très peu de mutations ponctuelles. Au contraire, pour le MSE, ces résultats joints à ceux de CHOUREY et SCHWARTZ (1971) sur les mutants *sh* du Maïs, donnent à penser que ces mutations seraient du type contresens (missense) ou substitution de base.

Ces résultats vont tout à fait dans le sens des nôtres. Il faut toutefois se garder de généraliser trop vite. Par exemple, le chromosome VI porteur des gènes *Ar* lignée 4Sg) (tabl. 1) est extrêmement radiosensible et compte sans doute des points de cassure préférentiels; alors que le chromosome VI provenant de la lignée TL-h (gènes *aR*) et le chromosome V provenant de Pa3 cassent relativement peu. Le locus chlorophyllien *yg* du chromosome V est assez sensible au rayonnement alors que l'autre locus chlorophyllien *luteus* du chromosome II est extrêmement sensible aux effets du MSE et pas du tout aux rayons gamma (à moins que les délétions induites à ce niveau ne soient pas viables).

En résumé, il nous semble que deux notions essentielles sont à retenir :

1) Importance et multiplicité des défenses de l'organisme végétal vis-à-vis des perturbations qui peuvent se produire au niveau de l'information génétique.

2) Malgré ces barrages, l'étonnante variabilité induite par les agents mutagènes et la nécessité de disposer d'un bon crible quand on veut l'utiliser.

Reçu pour publication en octobre 1978.

Summary

Fate of induced mutations in higher plants with special emphasis on sexually reproducing species

A mutation induced in a plant somatic cell has to overcome quite many difficulties before being isolated and utilized as a marker in a mutated line.

If induced in a meristem, three conditions must be fulfilled for the mutation to be transmitted to the subsequent generation: (1) it must be compatible with normal cell multiplication, (2) it must be located in a cell mass that will provide an inflorescence, and (3) it must be in the sporogenetic layer (t_2).

Under these conditions, or if it is induced in a gamete or in a zygote, the mutation enters a first cycle of sexual reproduction. Meiosis and the subsequent haploid phase constitute severe screening steps for many chromosome aberrations. Studies on Petunia performed by means of marker genes show that male and female gametic viabilities are drastically impaired by deletions. However, a deficient chromosome can be transmitted when the loss of information is compensated for by homologous information as, for example, diploid gametes from tetraploids or disomic gametes resulting from non-disjunction. If partial or complete sterility, whether sporo- or gametophytic, is avoided, then the mutation can be transmitted to the next generation in heterozygous state. When becoming homozygous, the mutation may have effects such that its use can be most difficult. This is the case when this mutation causes rather early lethality or severe sterility.

Thus, in higher plants, one faces several cases of powerful and efficient selection against mutations. On the basis of experiments carried out on Petunia, the per locus mutation rate of practical interest ranges between 1 and 5/10 000 M_1 plants.

Practical conclusions are drawn about which organ should be treated, which mutagen at what dose should be used according to the scope of the research undertaken.

Références bibliographiques

AMANO E., 1968. Comparison of E.M.S. and radiation induced waxy mutants in maize. *Mut. Res.*, **5**, 41-46.

AMANO E., 1974. Genetic analysis of E.M.S. induced mutants in maize. *Mut. Breed. News Letter*, **3**, 7-8.

CHOUREY P. S. et SCHWARTZ D., 1971. Ethylmethanesulfonate induced mutations of the Shi protein in maize. *Mut. Res.*, **12** (2), 151-157.

CORNU A. et DOMMERGUES P. 1974. Analyse gnétique des modifications induites aux loci A-R liés du Pétunia. *In « Polyploidy and induced mutations in Plant Breeding »*, I.A.E.A., Vienne, pp. 63-73.

DOMMERGUES P., 1962. La destinée de la cellule mutée : conséquences dans le cas des plantes à multiplication végétative et dans le cas des plantes à reproduction sexuée. 3e *Congrès EUCARPIA*, Paris, mai 1972, pp. 115-139.

DOMMERGUES P., et CORNU A., 1974. Efficacité des traitements mutagènes sur gamètes et sur zygotes. *In « Polyploidy and induced mutation in Plant Breeding »*, I.A.E.A., Vienne, pp. 115-126.

DULIEU H., 1970. Les mutations somatiques induites et l'ontogénie de la pousse feuillée. *Ann. Amélior. Plantes*, **20** (1), 27-44.

MAIZONNIER D., 1976. *Étude cytogénétique de variations chromosomiques naturelles ou induites chez* Petunia hybrida *hort.* Thèse Fac. de Sciences de Dijon 110 p.

NETTANCOURT (D. de) et CONTANT R. B., 1966. Comparative study of the effects of chronic gamma irradiation on *Lycopersicum esculentum* Mill. and *L. pimpinellifolium*. *Rad. Bot.*, **6**, 545-556.

SILVY A., 1974. Influence des conditions d'irradiation gamma sur la survie des méristèmes de tomate. *In* « *Polyploidy and induced mutation in Plant Breeding* », PL-503/42, I.A.E.A., Vienne, 345-354.

SINGH I. S., 1975. Induced pollen sterility in Petunia. Mode of inheritance and tapetal behaviour. *Ann. Amélior. Plantes*, **25** (3), 303-319.

WIERING H., VLAMING P. (de), CORNU (A.) et MAIZONNIER D., 1979. Genes of Petunia. *Ann. Amélior. Plantes* (sous presse).

Ann. Amélior. Plantes, 1978, **28** (6), 685-695.

Observations sur l'utilisation d'un mutant d'Amandier à floraison tardive dans un programme d'hybridation

Ch. GRASSELLY

Station d'Arboriculture fruitière
Centre de Recherches de Bordeaux - I.N.R.A.
Pont de la Maye 33140 Villenave-d'Ornon

Résumé

Retarder le plus possible l'époque de floraison de l'Amandier cultivé demeure toujours un des objectifs d'amélioration de cette espèce.

Un géniteur à floraison très tardive « Tardy Nonpareil », mutant du cultivar « Nonpareil », a été utilisé dans plusieurs croisements.

L'observation des hybrides permet de constater qu'une proportion importante des hybrides de première génération hérite de la grande tardiveté du mutant.

Trois autres caractères sont liés à cette tardiveté : une mise à fruit retardée, un type de ramification particulier, l'absence d'amandons doubles, mais ces liaisons, heureusement, ne sont pas absolues.

Introduction

La recherche de cultivars d'Amandier à floraison tardive a toujours été poursuivie, et depuis longtemps, dans la majorité des régions de culture de cette espèce (GRASSELLY, 1972). Une époque de floraison tardive peut permettre en effet à cet arbre d'échapper aux gelées de printemps.

Cette tardiveté de floraison peut être la conséquence de deux facteurs : besoins de froid importants pour la levée de dormance, besoins de température élevée après la levée de dormance pour l'évolution des fleurs (TABUENCA, 1975). Ces facteurs peuvent jouer indépendamment ou cumulativement.

Dans les vergers de l'I.N.R.A. à Nîmes où ont été rassemblés de très nombreux cultivars d'Amandier d'origine géographique variée, on constate que les plus tardifs des différentes régions de culture : Italie, Grèce, Provence, Crimée, Espagne, fleurissent tous à la même période, quelles que soient les causes de ce retard. C'est ainsi que les cultivars « Aï », « Cristomorto », « Yalkinsky », « Dabkov », « Tsotiliou », etc... fleurissent aux environs du 1er mars.

En France, les programmes d'amélioration entrepris depuis 1960 ont déjà permis l'obtention de cultivars très fertiles et à floraison très tardive, comme

« Ferragnès » qui fleurit approximativement à la même époque que certains cultivars de Pêcher.

La découverte en Californie, en 1955, d'un mutant naturel à floraison très tardive de « Nonpareil » (« Tardy Nonpareil ») a suscité beaucoup d'intérêt pendant quelques années. Nous constatons actuellement que ce mutant n'est pratiquement pas cultivé en raison de son manque de fertilité qui pourrait être attribué d'une part à une pollinisation défectueuse et d'autre part plus probablement à une productivité inférieure à celle du cultivar « Nonpareil ».

Dans les vergers de rassemblement variétal de l'I.N.R.A. pour l'espèce Amandier, « Tardy Nonpareil » montre une tardiveté bien plus grande que celle des variétés tardives citées. Son retard par rapport à celles-ci peut être estimé à environ une semaine. Le retard par rapport à la variété d'origine est de trois à quatre semaines. Ce mutant redonne aux chercheurs l'espoir de pouvoir faire reculer encore l'époque de floraison de l'Amandier, qui se situerait alors après celle de nombreux cultivars de Pêcher.

« Tardy Nonpareil » a été utilisé comme géniteur en 1960 par KESTER en Californie et en France à partir de 1970.

Matériel et méthodes

L'hybridation est réalisée selon la méthode courante; le pollen préparé à l'avance est déposé au pinceau sur le stigmate des fleurs. La castration de celles-ci n'est pas nécessaire, les cultivars utilisés étant autoincompatibles.

Les croisements suivants ont été réalisés :

« Ferraduel » (1) × « Tardy Nonpareil »
« Cristomorto » × « Tardy Nonpareil » } dont les résultats pourront être
« Cristomorto » × « Nonpareil » } comparés
« Tardy Nonpareil » × « Aï »
« Tardy Nonpareil » × « Ferragnès » (1).

Les amandes sont récoltées en fin de saison, stratifiées quarante jours pendant l'hiver et semées en pépinière au printemps. Les jeunes semis d'un an sont plantés en verger à deux mètres cinquante sur le rang et cinq mètres entre les rangs.

L'époque de floraison est notée de 1 à 6.

Cette échelle de notes correspond à la floraison des variétés suivantes :

	Dates de début floraison à Nîmes		
	1976	1977	1978
1. « Desmayo »	9/2		
2. « Nec Plus Ultra »	16/2		
3. « Nonpareil »	19/2	11/2	7/3
4. « Texas »	23/2	16/2	9/3
5. « Cristomorto » - « Aï » - « Ferragnès »	1/3		12/3
6. « Tardy Nonpareil » (fig. 1)	6/3		17/3

(1) Hybrides « Cristomorto » × « Aï ».

L'abondance de fleurs : est notée chaque année sur tous les hybrides de 0 (aucune fleur) à 5 (floraison très abondante); au début de la floraison, la note 0,1 est attribuée aux hydrides qui présentent à peine quelques fleurs.

L'abondance de fruits : est notée également de 0 à 5 en juin après la chute des petits fruits non fécondés et la chute physiologique.

Le type de ramification a été noté à la quatrième année sur tous les hybrides des différentes familles. Cinq classes ont été établies en fonction de l'abondance des

FIG. 1. — *Stades de floraison de la variété « Ferragnès »* (note 5) *et d'un hybride tardif de « Tardy Nonpareil »* (note 6).

ramifications, ce qui correspond à une évaluation du nombre de rameaux secondaires émis sur les rameaux de l'année, longs d'1 m à 1,20 m.

La note 1 est attribuée aux hybrides les moins ramifiés, portant de 0 à 5 ramifications secondaires par rameau principal.

La note 2 est attribuée aux arbres portant 5 à 10 ramifications.

La note 3 est attribuée aux arbres portant 10 à 15 ramifications.

La note 4 est attribuée aux arbres portant 15 à 20 ramifications.

La note 5 est attribuée aux arbres portant plus de 20 ramifications.

Le pourcentage de fruits doubles est observé au moment de la récolte, en même temps que le rendement au cassage, la forme et la qualité des amandons. Ces observations sont réalisées en hiver lorsque les amandes sont sèches et sur des échantillons de 50 fruits.

FIG. 2. — *Types de ramifications chez les hybrides de « Tardy Nonpareil ».*
a) Très peu ramifié (note 1).
b) Très ramifié (note 5)
Remarquer en particulier le nombre de ramifications secondaires sur les pousses de l'année.

Résultats et discussion

Transmission du caractère de floraison tardive

Généralement, les croisements de variétés à floraison tardive par des cultivars à floraison précoce donnent des distributions normales (KESTER, 1965) avec une certaine agrégation vers les types précoces (GRASSELLY, 1972).

Dans les croisements avec « Tardy Nonpareil », on observe au contraire une distribution bimodale du comportement des différents hybrides obtenus, avec d'une part un groupe assez précoce, tel que l'on pourrait l'obtenir avec le géniteur « Nonpareil », et d'autre part un groupe à floraison très tardive (fig. 3). Cette observation a déjà été faite par KESTER (1965) avec les croisements « Mc Lish » × « Nonpareil » et « Tardy Nonpareil » × « Mc Lish ».

L'observation des histogrammes des époques de floraison des hybrides de « Tardy Nonpareil » montre bien les distributions bimodales des fréquences. On constate dans cette figure que la proportion d'individus très tardifs (note 6) n'est pas toujours la même avec les croisements. Elle est plus fréquente (41 p. 100) chez les hybrides réalisés avec « Cristomorto » qu'avec les cultivars « Aï », « Ferragnès » et « Ferraduel », où elle varie de 20 à 30 p. 100.

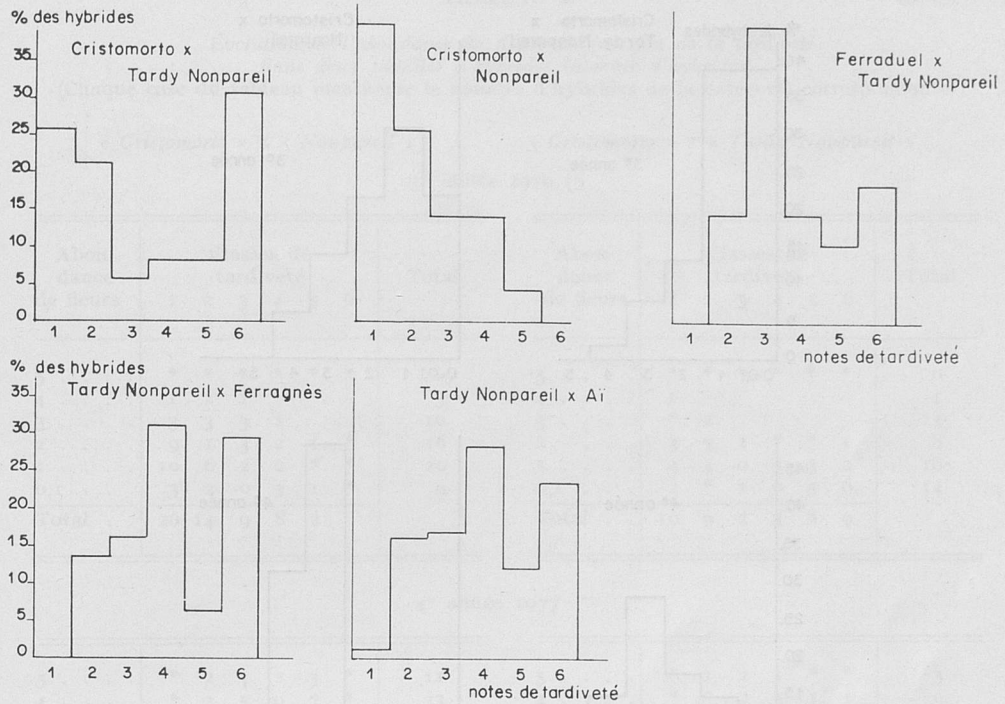


FIG. 3. — *Notations de tardiveté de floraison.*

Relations entre la très grande tardiveté (T.T.) de floraison et certains caractères

1. *Relation entre le caractère de très grande tardiveté (T.T.) et la fertilité*

Chez l'Amandier, comme chez le Pommier et le Poirier, on sait que l'aptitude des jeunes semis à produire des fleurs en abondance est une caractéristique qui annonce une aptitude à produire rapidement après le greffage et une grande fertilité de l'arbre adulte (GRASSELLY, 1972). C'est pour cette raison que l'abondance des fleurs est notée chez les hybrides dès leur troisième année.

Dès les premières observations des hybrides, il apparaît que les descendants de « Tardy Nonpareil » présentent une induction florale plus lente. Généralement, les semis d'Amandier commencent à fleurir (dans les conditions de l'expérimentation) à partir de la troisième année. Or, chez de nombreux descendants de « Tardy Nonpareil », les premières fleurs apparaissent seulement à quatre ans ou même plus tard.

La comparaison des deux familles « Cristomorto » × « Nonpareil » et « Cristomorto » × « Tardy Nonpareil » permet de constater la très faible capacité de floraison des descendants issus du mutant tardif (fig. 4). A la quatrième année, cette différence est encore très nette.

Les observations individuelles des hybrides montrent qu'il existe une corrélation très nette entre ces deux caractères : T.T. et faible capacité de floraison.

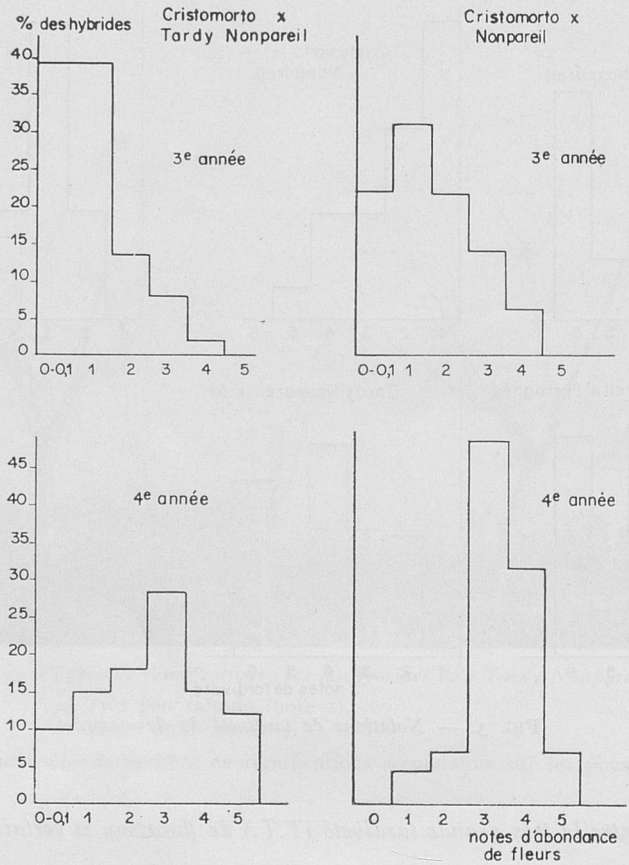


FIG. 4. — *Notations d'abondance de fleurs.*

KESTER (1965) avait remarqué cette même corrélation dans trois familles issues des croisements avec « Tardy Nonpareil ».

Dans les tableaux 1 et 2, la très faible fertilité de la majorité des hybrides à floraison très tardive (classe 6) se manifeste de manière très nette.

2. *Relation entre le caractère T.T. et le type de ramification*

On observe en verger, à partir de la troisième année, que les hybrides à port très vertical, et non ramifiés ont toujours une mise à fruit retardée et une époque de floraison très tardive (tabl. 3) ce mode de ramification et une mise à fruit lente sont évidemment des caractéristiques non souhaitables mais il est permis d'espérer que des hybrides intéressants pourront être trouvés où une ramification suffisante (note 3 ou 4) sera alliée à une très grande tardiveté de floraison (note 6).

TABLEAU I

Évolution de l'abondance de fleurs en fonction de la tardiveté dans deux familles d'hybrides (nombre d'hybrides)
(Chaque case du tableau mentionne le nombre d'hybrides de la catégorie correspondante)

« *Cristomorto* » × « *Nonpareil* » — « *Cristomorto* » × « *Tardy Nonpareil* »

3e année 1976 (1)

Abondance de fleurs	Classes de tardiveté 1	2	3	4	5	6	Total
5	*	*	*	*	*	*	0
4	1	2	1				3
3	3	3	3	1			10
2	9	1	3	2	1	*	16
1	10	6	2	2	*	*	20
0,1 . . .	3	2	0	3	1	*	9
Total . .	26	14	9	8	2		

Abondance de fleurs	Classes de tardiveté 1	2	3	4	5	6	Total
5	*	*	*	*	*	*	0
4	1						1
3	*	2					2
2	3	3	1	*	*	1	8
1	4	4	0	3	3	2	16
0,1 . . .	2	*	1	0	5	6	14
Total . .	10	9	2	3	8	9	

4e année 1977

5	*	2	4	2	3	*	11
4	*	2	5	9	7	*	23
3	*	2	10	12	10	*	34
2	*	*	3	2	1	*	6
1	*	*	2	*	1	*	3
Total . .	0	6	24	25	32		

5	*	1	2	1	*	*	3
4	*	*	2	5	1	1	9
3	*	1	2	2	1	3	9
2	*	*	1	3	1	8	13
1	*	*	*	*	*	7	7
Total . .	0	2	7	11	3	19	

5e année 1978

5	*	2	4	2	3	*	11
4	*	1	4	3	5	*	13
3	*	2	5	7	2	*	16
2	*	*	5	7	6	*	18
1	*	1	2	5	6	*	14
Total . .	0	6	20	24	22		

5	*	*	*	4	2	*	6
4	*	1	3	2	1	*	7
3	*	*	*	6	3	2	11
2	*	*	*	3	*	5	8
1	*	*	*	*	*	12	12
		1	3	15	6	19	

(1) Le nombre d'hybrides observé est plus faible qu'en 1977 et 1978, un certain nombre d'entre eux n'ayant aucune fleur.

3. *Relation entre le caractère de très grande tardiveté de floraison et l'absence d'amandes doubles*

Une proportion élevée d'amandons doubles dans les fruits constitue un défaut rédhibitoire pour une variété; en effet ces amandons sont irréguliers, leur utilisation industrielle difficile et leur valeur dépréciée. Cette proportion, qui varie légèrement

TABLEAU 2

Évolution de l'abondance de fleurs en fonction de la tardiveté dans deux familles d'hybrides de « Tardy Nonpareil » (nombre d'hybrides)

« *Tardy Nonpareil* » × « *Aï* »

3e année

Abondance de fleurs	Classes de tardiveté 1	2	3	4	5	6	Total
5	0	1	0	1	0	0	2
4	0	2	2	7	2	0	13
3	0	5	7	9	0	0	21
2	1	8	8	11	6	3	37
1	0	6	7	12	6	11	42
0,1 . . .	0	1	2	2	7	19	31
Total . .	1	23	26	42	21	33	

4e année

Abondance de fleurs	Classes de tardiveté 1	2	3	4	5	6	Total
5	1	1	4	4	2	1	13
4	1	5	6	6	10	0	28
3	0	5	5	9	6	4	29
2	2	6	4	12	12	15	51
1	0	4	1	8	6	30	49
Total . .	4	21	20	39	36	50	

« *Tardy Nonpareil* » × « *Ferragnès* »

3e année

Abondance de fleurs	Classes de tardiveté 1	2	3	4	5	6	Total
5							
4	0	0	1	3	0	1	5
3	0	4	4	2	0	2	12
2	0	3	7	6	1	1	18
1	0	3	2	12	4	12	32
0,1 . . .	0	2	0	2	1	9	14
Total . .	0	12	14	25	6	25	

4e année

Abondance de fleurs	Classes de tardiveté 1	2	3	4	5	6	Total
5		0	2	1	0	0	3
4		1	0	5	7	0	13
3		5	4	6	1	1	17
2		3	1	6	13	13	36
1		0	1	7	4	18	30
Total . .		9	8	25	25	32	

selon les années, est fortement influencée par le climat; les régions chaudes et sèches produisant moins de doubles que les régions froides et plus humides (SPIEGEL, ROY, 1974).

Dans les croisements « Cristomorto » × « Nonpareil », 85 p. 100 des hybrides ont plus de 2 p. 100 de doubles alors que dans le croisement « Cristomorto » × « Tardy Nonpareil » il n'y en a que 54 p. 100.

Si l'on classe les hybrides de ces deux familles et ceux des autres croisements en fonction de leur époque de floraison (tabl. 4), on constate que les pourcentages moyens de doubles sont très différents selon les cas. La famille la plus intéressante étant issue du croisement « Ferraduel » × « Tardy Nonpareil » qui présente l'intensité moyenne de la floraison la plus élevée associée à un très faible pourcentage de doubles.

TABLEAU 3

Relation entre la très grande tardiveté et le type de ramifications

« *Cristomorto* » × « *Tardy Nonpareil* »

Classes de ramifications	Classes de tardiveté 1	2	3	4	5	6	Total
5	*	1	3	2	2	*	8
4	*	*	2	5	4	*	11
3	*	*	2	1	1	4	8
2	*	*	1	1	*	9	11
1	*	*	*	*	*	5	5
Total . .		1	8	9	7	18	

« *Tardy Nonpareil* » × « *Aï* »

Classes de ramifications	Classes de tardiveté 1	2	3	4	5	6	Total
5	3	13	11	33	22	17	99
4	*	3	3	9	11	9	35
3	1	2	*	3	3	6	15
2	*	1	1	2	1	7	12
1	*	*	*	*	2	8	10
Total . .	4	19	15	47	39	47	

« *Tardy Nonpareil* » × « *Ferragnès* »

Classes de ramifications	Classes de tardiveté 1	2	3	4	5	6	Total
5	*	5	5	12	14	8	44
4	*	3	2	7	8	7	27
3	*	1	1	5	4	7	18
2	*	*	*	1	*	6	7
1	*	*	*	*	*	3	3
Total . .		9	8	25	26	31	

Conclusions

L'utilisation du mutant « Tardy Non Pareil » à floraison très tardive dans un programme d'hybridation a permis d'effectuer plusieurs constatations : le caractère de tardiveté de floraison, transmis habituellement avec les variétés « normales » de manière quantitative, paraît se transmettre ici de façon plus simple, comme si ce caractère était lié à un gène dominant.

On constate aussi, dans les différentes familles observées, que les hybrides ayant hérité de la très grande tardiveté de floraison du mutant sont généralement lents à se mettre à fruit ce qui constitue naturellement un caractère défavorable. On sait en effet que les individus à période juvénile longue donnent après greffage des cultivars lents à produire.

On observe également chez les hybrides à floraison très tardive l'absence d'amandons doubles, ce qui est un caractère recherché. Enfin, on constate qu'une certaine proportion d'hybrides de « Tardy Nonpareil » présentant un port très particulier, très peu ramifié, ont tous une très grande tardiveté de floraison.

TABLEAU 4

Proportions d'amandons doubles dans les familles hybrides de « Tardy Nonpareil » en relation avec leur époque de floraison

Croisements	Nombre de semis hybrides	Hybrides qui montrent une note de floraison inférieure à 6			Hybrides qui montrent une époque de floraison égale à 6 (très tardifs)		
		p. 100 du groupe	intensité moyenne de floraison	p. 100 moyen de doubles	p. 100 du groupe	intensité moyenne de floraison	p. 100 de doubles du groupe
« Cristomorto » × « Nonpareil »	70	100	1,5	25,2	0		
« Cristomorto » × « Tardy Nonpareil »	51	60	1,5	23,2	40	0,5	1,7
« Ferraduel » × « Tardy Nonpareil »	35	80	2,3	8,4	20	2,2	0,3
« Tardy Nonpareil » × « Aï »	173	71	2,0	3,2	29	0,7	0,0
« Tardy Nonpareil » × « Ferragnès »	99	70	1,5	8,0	30	0,8	1,2

Il apparaît donc que la mutation ayant entraîné sur « Nonpareil » cette très grande tardiveté de floraison a affecté également un certain nombre d'autres caractères.

Sur le plan pratique, et malgré ces corrélations liant des caractères peu favorables sur le plan agronomique au caractère intéressant de grande tardiveté de floraison, il est permis de penser qu'en raison du nombre d'hybrides observés il sera possible de déceler de nouveaux cultivars rassemblant l'ensemble des caractéristiques souhaitables.

Reçu pour publication en octobre 1978.

Summary

Use of a very late blooming mutant of almond in a breeding program

The research of very late blooming new varieties of almond is of major interest for this species. This character permits a lower vulnerability to spring frost. The very late blooming cultivar " Tardy Nonpareil ", mutant of " Nonpareil " was crossed with four other almond varieties:

" Tardy Nonpareil " × " Aï ".
" Tardy Nonpareil " × " Feragnès ".
" Ferraduel " × " Tardy Nonpareil ".
" Cristomorto " × " Tardy Nonpareil ".
" Cristomorto " × " Nonpareil " being made as a test.

Observations of the blooming time in different progenies shows a bimodal pattern in each family as it was observed by KESTER (1965). In the hybrid families, some other characters studied: precocious flowering density, blooming density at adult stade, tree shape (growth habit), and double kernel percentage, have shown some correlations.

Comparison of " Cristomorto " × " Tardy Nonpareil " and " Cristomorto " × " Nonpareil " hybrids shows that the last family, generally, gives a higher precocious blooming density than the first one.

In all families, very late blooming is well correlated with low precocious flowering density, low fertility and single kernel. Some hybrids which show a very particular habit, no lateral branches and high apical dominance, are always very late blooming. In spite of this correlation, it is possible to hope some hybrids with good agronomic characteristics.

Références bibliographiques

GRASSELLY Ch., GALL H., 1967. Étude de la possibilité de combinaison de quelques caractères agronomiques chez l'Amandier « Cristomorto » hybridé par trois autres variétés. *Ann. Amélior. Plantes*, **17**, 83-91.

GRASSELLY Ch., 1972. L'Amandier, caractères morphologiques et physiologiques des variétés, modalité de leur transmission chez les hybrides de première génération. *Thèse Université de Bordeaux.*

GRASSELLY Ch , 1977. Que peut-on attendre de l'amélioration génétique de l'Amandier ? *Pomol. fr.*, **19**, nº 5.

KESTER D. E., 1965. Inheritance of time of bloom in certain progenies of almond. *Proc. Amer. Soc. hort. Sci.*, **87**, 214-221.

KESTER D. E., ASAY R., 1975. Almond breeding. *In* J. JANINCK, J. N. MOORE (Eds), *Advances in fruit breeding*, Purdue Univer. Press, W. Lafayette, Indiana.

SPIEGEL ROY P., KOCHBA J., 1974. Inheritance of bitter and double kernels characters in the almond. *Z. Pflanzenzücht*, **71** (4), 319-329.

TABUENCA M. C., 1975. Estimation des besoins de froid des variétés d'Amandier pour lever la dormance. *An. Aula Dei.*, **13**, 1-2.

Ann. Amélior. Plantes, 1978, **28** (6), 697-707.

Amélioration du Weigela par mutagenèse : recherche d'une méthode

L. DECOURTYE

avec la collaboration technique de A. RENOUX et Denise MARTIN

Laboratoire d'Amélioration des Arbustes ornementaux
Centre de Recherches d'Angers, I.N.R.A.,
Beaucouze, 49000 Angers

Résumé

Des touffes de *Weigela* (Thunb.), sévèrement rabattues, fournissent à partir du collet des effectifs importants de boutures à un même stade. Ce synchronisme dans le développement facilite les opérations de cultures ultérieures et en réduit le coût. Après une irradiation préalable du collet de ces touffes, il devient possible d'effectuer le criblage des boutures mutantes dans des conditions plus rapides et plus sûres.

Trois variables ont été étudiées : la dose d'irradiation, la suppression des bourgeons déjà formés et une mise en végétation préalable au traitement. La meilleure combinaison de ces trois facteurs, pour un objectif pratique, paraît être une exposition à 7 kiloroentgens, appliquée à des touffes ébourgeonnées n'ayant pas repris leur végétation.

Introduction

Les végétaux ligneux utilisés en pépinière d'ornement paraissent bien se prêter à une amélioration par mutagenèse : leur multiplication végétative rend facile la reproduction conforme des mutants, même s'ils sont en chimère, et le caractère de nouveauté constitue en soi un facteur d'attrait.

Dans un ouvrage récent consacré aux plantes à multiplication végétative, BROERTJES et VAN HARTEN ont d'ailleurs dressé un inventaire important, notamment pour les plantes ornementales, des cultivars obtenus par cette voie.

La méthode mise au point sur le Pommier et le Poirier (DECOURTYE, 1971) a été adaptée au *Weigela* et au *Forsythia* en tenant compte de leur phyllotaxie opposée décussée. Pour chaque rameau issu d'un œil irradié, le bourgeon terminal et les deux paires de bourgeons axillaires sous-jacents ont été successivement boutures. Des résultats ont été obtenus, portant sur le raccourcissement des entre-

nœuds, la couleur des fleurs, la panachure du feuillage, le port des rameaux, la stérilité pollinique (DECOURTYE, 1978).

Toutefois, l'absence de synchronisme du développement des bourgeons irradiés oblige à des interventions fréquentes portant sur de faibles effectifs, la nécessité de procéder pour chaque œil à trois prélèvements distincts dans le temps rend difficile le repérage de la filiation entre les différentes boutures. Enfin les mutants obtenus n'ont pas été très fréquents (12 pour 100 bourgeons irradiés). Ces inconvénients nous ont amené à rechercher des méthodes plus efficaces.

Afin de faciliter l'expression d'une mutation dans une région tissulaire plus importante, nous avons pensé utiliser les pousses qui se forment en grand nombre dans la zone du collet, après des rabattages successifs. Si les premières vagues de rameaux peuvent avoir pour origine des bourgeons latents, on peut s'attendre à ce que, dans les prélèvements plus avancés, les bourgeons aient une origine néoformée à partir d'un nombre réduit de cellules.

Matériel et méthodes

Le *Weigela* (Thunb.) est un arbuste à floraison estivale de la famille des Caprifoliacées. Sa rusticité, tant du point de vue du climat, du sol que des parasites, explique la popularité de ce genre. Les cultivars actuels proviennent d'hybridations entre diverses espèces, notamment *W. florida*, *W. coraensis*, *W. praecox*, *W. hortensis* et *W. japonica*. On peut donc penser qu'il s'agit là d'un matériel très hétérozygote, situation favorable à l'expression d'un allèle muté. Ces hybrides sont autostériles, bien que leur méiose soit celle d'un diploïde normal à $2n = 36$ chromosomes. La multiplication végétative, par bouturage sous brouillard, d'une pousse herbacée à une seule paire de feuilles déployées, est un procédé très sûr.

La variété à fleur rouge « Eva Suprême » a été choisie pour son coloris très franc et sa vigueur satisfaisante. Des touffes ont été cultivées jusqu'à l'âge de trois ans dans des conteneurs de 9 litres. La radioexposition aux rayons gamma du Cobalt 60 a été effectuée sur des plantes sévèrement rabattues (fig. 1*a*), après que les besoins en froid des bourgeons aient été satisfaits. Cette condition a été considérée comme remplie lorsque, au cours de rentrées en serre successives, l'ensemble des bourgeons d'une plante a débourré d'une façon homogène. La somme d'action froid nécessaire pour atteindre cet état, telle qu'elle a été définie par BIDABE (1963), s'établit à 65 unités pour un Q_{10} de 3. Ce seuil s'est trouvé atteint à partir du 25 décembre 1975 et l'irradiation a eu lieu le 20 janvier 1976.

Les traitements suivants combinés factoriellement ont été étudiés :

a) Un stockage des plantes à l'état de repos végétatif dans les conditions extérieures (E), opposé à une mise en végétation provoquée par une introduction en serre à 20 °C pendant les 8 jours précédant l'irradiation (S);

b) Une conservation (C) des bourgeons visibles, opposée à une ablation des bourgeons (A);

c) Deux doses d'exposition, 4 et 6 kilorœntgens, délivrées sous un débit de 1 kRh^{-1}. Chaque conteneur était disposé couché face à la source, les racines occupant la position la plus éloignée. Un traitement à 7 kR a été effectué dans les mêmes conditions uniquement sur des plantes conservées à l'extérieur et non ébourgeonnées. Ces radio-expositions ont été réalisées à l'I.N.R.A. de Dijon, avec une source panoramique de Cobalt 60. Au moment de l'expérience elle émettait 1 175 Rh^{-1} à un mètre.

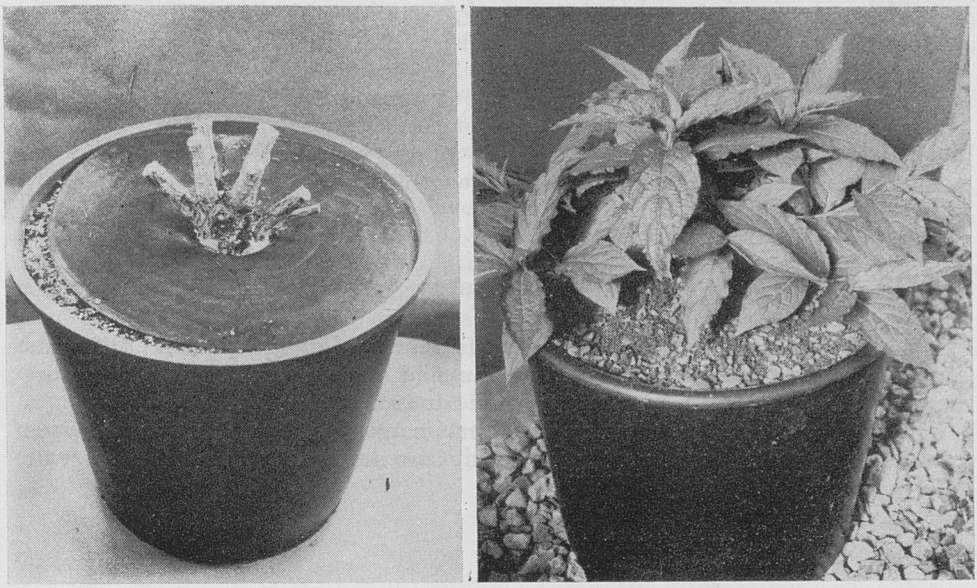


FIG. 1. — *Touffe de* Weigela *cv. « Eva Suprême » âgée de 3 ans, élevée dans un conteneur de 9 litres.*
a) État au moment de la radioexposition.
b) État au moment du prélèvement des jeunes rameaux.

Ces différentes combinaisons seront symbolisées par la suite :

— EC_0 (= Témoin) EC_4, EC_6 et EC_7,
— EA_0 EA_4, EA_6,
— SC_4, SC_6,
— SA_4, SA_6.

Les combinaisons SC_0 et SA_0, non réalisées, ne diffèrent des lots EC_0 et EA_0 que par une entrée en serre plus précoce de huit jours. Leur comportement peut donc facilement être estimé à partir de ces derniers.

Chaque combinaison portait sur 4 plantes au moins. Le lot EC_7, hors essai, en comportait 9.

Après l'irradiation, les plantes ont été placées en serre à 20 °C sous un éclairage de 6 000 lux en jours longs de 20 heures.

Lorsque le développement des rameaux a atteint 20 cm environ (fig. 1*b*), ceux-ci ont été sectionnés sur empattement au scalpel. On a noté alors leur caractère végétatif ou floral, le nombre et le niveau des anomalies primaires (bifurcations, phyllotaxie anormale, déformation de feuilles) ainsi que les mutants reconnaissables à ce stade. Sept prélèvements successifs, sensiblement mensuels, ont permis d'observer ainsi près d'une centaine de rameaux par touffe.

Pour certains d'entre eux, le bouturage de l'extrémité apicale limitée aux deux paires de feuilles supérieures a été réalisé dans les conditions habituelles de brumisation. L'étude des bourgeons axillaires situés à la base des rameaux s'est trouvée de ce fait volontairement négligée. Après enracinement, les boutures ont été transférées dans des conteneurs de 5 litres et cultivées en plein air avec une alimentation

par solutions nutritives de type Coic (1973). Quelques observations portant sur le port des plantes et la couleur des fleurs ont pu être faites dès la première année, mais surtout l'année suivante.

Lorsque les observations effectuées ont conduit à des effectifs suffisants, susceptibles d'être distribuées selon une loi normale, une analyse de variance a été effectuée selon le modèle convenable à un dispositif factoriel, dans lequel les touffes ou les dates de prélèvement constituent des répétitions.

Résultats

Le nombre total de rameaux végétatifs obtenu par touffe pour les différents traitements est représenté figure 2 (histogramme du haut); parallèlement le nombre de rameaux floraux figure sur l'histogramme du bas.

Par rapport aux lots témoins, dont certains pieds ont pu fournir plus de 100 rameaux, il est clair que l'irradiation réduit leur nombre. Cette réduction est de

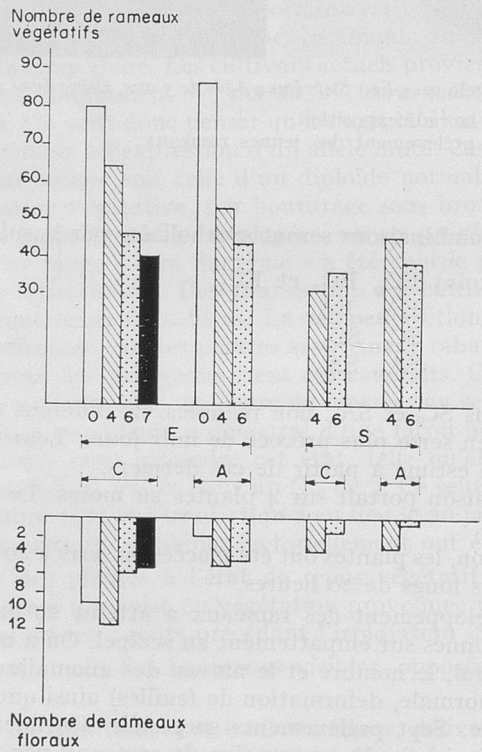


FIG. 2. — *Nombre de rameaux (végétatifs et floraux) obtenus par touffe dans les différents traitements.*

E = Touffes conservées à l'extérieur.
S = Touffes introduites en serre.
C = Bourgeons conservés.
A = Bourgeons supprimés.
0, 4, 6, 7 = Doses en kR.

l'ordre de 7 rameaux par fraction de dose de 1 kR. L'introduction préalable en serre diminue significativement, d'une dizaine par pied, le nombre de rameaux végétatifs produits. Par contre la suppression des bourgeons visibles, qui, comme on le verra ci-dessous, sont principalement des bourgeons floraux, n'a pas d'effet sur le nombre de rameaux végétatifs émis.

Dans un programme de mutagenèse, il est préférable de limiter la production des rameaux floraux. Ceux-ci, qui proviennent de méristèmes ayant subi l'induction florale l'année précédente, ont pour devenir normal de fructifier puis de se dessécher, sans qu'il y ait de possibilités de prolongement végétatif. Sur les touffes sévèrement rabattues telles que nous les avons utilisées, il reste ainsi une dizaine d'inflorescences. La suppression des bourgeons visibles fait disparaître la plupart d'entre elles, mais quelques-unes subsistent, masquées dans des replis de l'écorce au niveau des ramifications. L'irradiation réduit également le nombre de rameaux floraux qui se développent. L'introduction en serre avant l'irradiation accentue encore le phénomène (fig. 2, histogramme du bas). On peut raisonnablement penser que ces bourgeons, très évolués, reprennent rapidement une activité méristématique et se trouvent particulièrement vulnérables au rayonnement gamma. L'ensemble

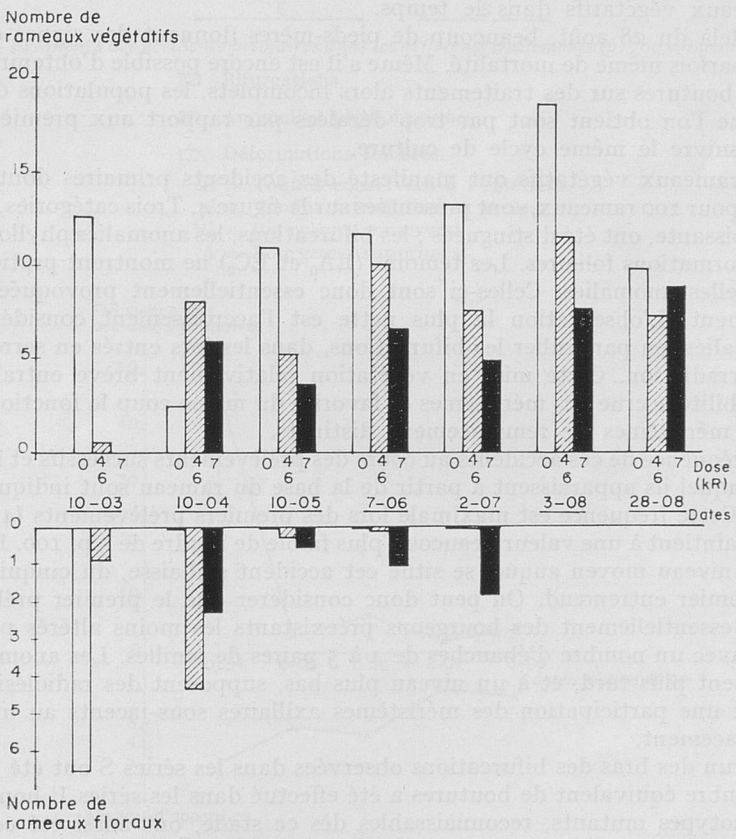


FIG. 3. — *Nombre de rameaux (végétatifs et floraux) par touffe en fonction des doses aux différentes dates de prélèvement (limité aux traitements EC).*

de ces trois facteurs se trouve cumulé dans le traitement SA_6 qui ne produit pratiquement plus de rameaux floraux (0,3 par touffe) alors que le témoin EC_0 en comporte une dizaine. Il n'apparaît pas, par contre, que le développement des rameaux floraux se fasse aux dépens de la production ultérieure des rameaux végétatifs, dans la mesure peut-être où ces inflorescences ont été supprimées précocement.

Ces inflorescences sont surtout abondantes lors des premiers prélèvements et elles n'apparaissent plus après le cinquième. Les doses d'irradiation croissantes entraînent d'ailleurs un retard parallèle dans leur développement (fig. 3).

La production des rameaux végétatifs dans le temps nous intéresse davantage puisqu'elle représente le matériel porteur des mutations susceptibles d'être propagées. L'analyse de variance effectuée sur les effectifs de rameaux prélevés aux différentes dates met en évidence une réduction hautement significative de la production des lots irradiés par rapport au témoin, sans que les doses de 4 et 6 kR soient différentes entre elles. L'introduction préalable en serre pas plus que la suppression des bourgeons visibles n'ont d'influence sur le nombre de rameaux produits. Par contre il apparaît une interaction hautement significative entre les doses et les deux premières dates de prélèvement; elle traduit le phénomène parfaitement visible d'un retard d'environ 1 mois dans la végétation des lots irradiés. La figure 3, limitée aux traitements EC, indique, dans sa partie haute, la production des rameaux végétatifs dans le temps.

Au-delà du 28 août, beaucoup de pieds-mères donnent des signes d'épuisement et parfois même de mortalité. Même s'il est encore possible d'obtenir d'autres séries de boutures sur des traitements alors incomplets, les populations de jeunes plants que l'on obtient sont par trop décalées par rapport aux premières pour pouvoir suivre le même cycle de culture.

Ces rameaux végétatifs ont manifesté des accidents primaires dont les fréquences, pour 100 rameaux, sont présentées sur la figure 4. Trois catégories, d'intensité décroissante, ont été distinguées : les bifurcations, les anomalies phyllotaxiques et les déformations foliaires. Les témoins (EA_0 et EC_0) ne montrent pratiquement pas de telles anomalies. Celles-ci sont donc essentiellement provoquées par le rayonnement. L'observation la plus nette est l'accroissement considérable de ces anomalies, en particulier les bifurcations, dans les lots entrés en serre 8 jours avant l'irradiation. Cette mise en végétation relativement brève entraîne donc une sensibilité accrue des méristèmes et favorise du même coup le fonctionnement de deux méristèmes de remplacement distincts.

La fréquence de ces accidents au cours des prélèvements successifs et le niveau moyen auquel ils apparaissent à partir de la base du rameau sont indiqués sur la figure 5. Cette fréquence est maximale lors des premiers prélèvements (45 p. 100) puis se maintient à une valeur beaucoup plus faible de l'ordre de 5 p. 100. En même temps le niveau moyen auquel se situe cet accident s'abaisse, du cinquième jusqu'au premier entrenœud. On peut donc considérer que le premier prélèvement provient essentiellement des bourgeons préexistants les moins altérés par l'irradiation, avec un nombre d'ébauches de 4 à 5 paires de feuilles. Les anomalies qui apparaissent plus tard, et à un niveau plus bas, supposent des radiolésions plus graves et une participation des méristèmes axillaires sous-jacents au méristème de remplacement.

Chacun des bras des bifurcations observées dans les séries S ont été bouturés et un nombre équivalent de boutures a été effectué dans les séries E homologues. Les phénotypes mutants, reconnaissables dès ce stade, ont aussi été conservés. L'ensemble des mutants identifiés après deux années de végétation est reporté dans le tableau 1, en fonction des traitements et des dates. Les témoins se repro-

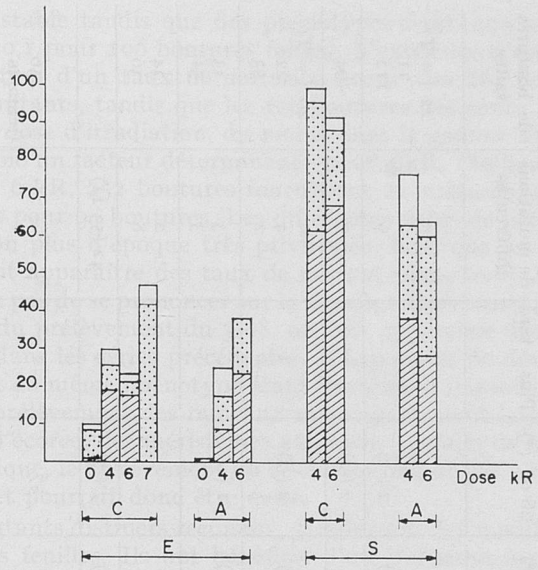


FIG. 4. — *Fréquence des accidents primaires dans les différents traitements (p. 100 rameaux végétatifs).*

Bifurcations.

Anomalies phyllotaxiques.

Déformations foliaires.

E = Touffes conservées à l'extérieur.
S = Touffes introduites en serre.
C = Bourgeons conservés.
A = Bourgeons supprimés.

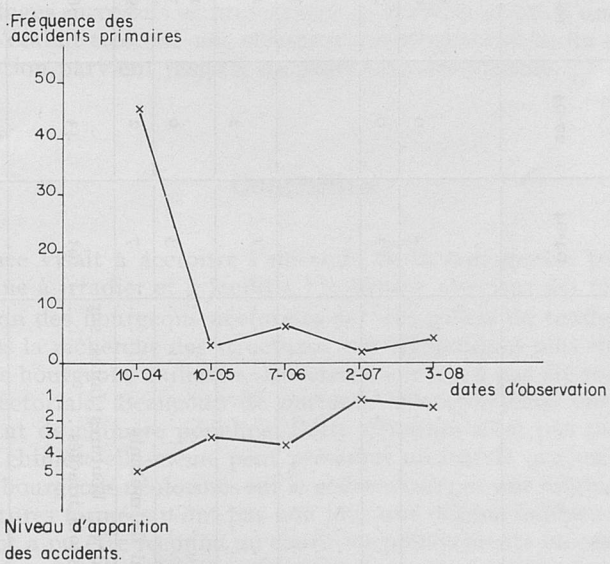


FIG. 5. — *Évolution dans le temps de la fréquence des accidents primaires et de leur niveau d'apparition.*

TABLEAU I

Nombre de mutants relevés dans les séries de bouturage successives

	04-04	20-04	10-05	7-06	3-08 (*)	28-08 (*)	Plus tard	Total de mutations différentes	Total de boutures faites
EC_0								0	22 (= T)
EC_4			1	1				2	11
EC_6	2	0	0	3	5 (-1)	2 (-2)		9	112
EC_7	1	0	2	1	5	2 (-2)		9	94
EA_0								0	26 (= T)
EA_4				2	3 (-2)	2 (-2)	1	4	22
EA_6			1	1				2	53
SC_4	1		1		2 (-1)	1 (-1)		3	43
SC_6		2		1				3	51
SA_4			1	1				2	34
SA_6	3	0	3	1	1			8	36
Total de mutants	7	2	9	11	16 (-4)	7 (-7)	1	42 (53-11)	—
Total de boutures faites sur les lots irradiés	91	43	126	106	32	57	1	—	456 (témoins exclus)
Pourcentage de mutants	7,7	4,6	7,1	10,4	50,0	12,3		10,1	

(*) (— *x*) indique que le même phénotype mutant a déjà été isolé dans un prélèvement précédent.

duisent de façon stable tandis que des phénotypes nouveaux apparaissent dans les lots irradiés (10,1 pour 100 boutures faites). L'existence d'accidents primaires n'est pas l'indication d'un taux de mutation accru : les 164 boutures des séries S ont fourni 16 mutants, tandis que les 198 boutures des séries E homologues en ont fourni 17. La dose d'irradiation, du moins dans la gamme utilisée, n'apparaît pas non plus comme un facteur déterminant : pour 4 kR, 110 boutures fournissent 11 mutants, pour 6 kR, 252 boutures fournissent 22 mutants, et pour 7 kR, on obtient 9 mutants pour 94 boutures. Les différentes dates de prélèvement ne font pas apparaître non plus d'époque très privilégiée, bien que les prélèvements les plus tardifs fassent apparaître des taux de mutant plus élevés. L'insuffisance des effectifs ne permet pas de se prononcer sur la signification statistique de cet accroissement. A partir du prélèvement du 3-08, on voit apparaître des phénotypes mutants déjà isolés dans les séries précédentes. L'hypothèse de deux mutations distinctes conduisant au même phénotype étant hautement improbable, il faut plutôt envisager que le prélèvement des rameaux sur empattement laisse subsister, dans la profondeur de l'écorce, des méristèmes axillaires porteurs de la mutation. D'un point de vue pratique, le prélèvement du 28-08 ne conduit pas à isoler des mutants supplémentaires et pourrait donc être évité.

Sur les 42 mutants distincts reconnus, 31 affectent des modifications de forme ou de couleur des feuilles. Ils ont bénéficié d'un isolement systématique parmi l'ensemble des 1 760 rameaux fournis par les lots irradiés, soit une fréquence de 1,76 pour 100. Les 11 autres mutants n'ont pu être reconnus qu'après deux années de culture, parmi l'échantillonnage des 425 boutures anonymes (456, 31 mutants) issues des lots irradiés, soit 2,58 p. 100. En évitant le prélèvement du 28-08, ce taux serait porté à 2,99 p. 100. Le nombre global de mutants s'établit donc à 4,75 (1,76 + 2,99) pour 100 rameaux.

Sur les 14 mutants chlorophylliens isolés, deux seulement semblaient homogéniques. Les 12 autres étaient à l'état de chimère péricline et se sont maintenus ainsi par la suite. Cette observation montre que les pousses qui se développent après les rabattages successifs ne proviennent généralement pas d'une seule cellule. Par contre, il s'établit très vite une structure en chimère stable, du moins dans les cas où la mutation parvient jusqu'à un phénotype identifiable.

Conclusion

L'expérience visait à accroître l'efficacité de la mutagenèse par un meilleur choix de l'organe à irradier et à faciliter l'isolement ultérieur des mutants.

L'utilisation des bourgeons néoformés sur des collets de touffes de 4 ans est un progrès dans la recherche des structures méristématiques plus simples, comparées à celles des bourgeons axillaires. Effectivement il n'a pas été isolé de mutants en structure sectoriale. Beaucoup de mutants chlorophylliens ont pourtant été reconnus à l'état de chimère péricline. Cette situation n'est pas préjudiciable en soi, puisque la chimère elle-même peut présenter un intérêt ornemental, mais elle prouve que les bourgeons néoformés sur le collet n'ont pas une origine unicellulaire. Toutes les boutures formées n'ont pas non plus une origine indépendante, puisque le même mutant a pu être reconnu au cours des prélèvements successifs. Les bourgeons néoformés sur collet de *Weigela* n'ont donc pas le même intérêt en mutagenèse que les bourgeons fournis sur les pétioles de *Saintpaulia* (Broertjes, 1972).

Les recherches sont maintenant poursuivies vers l'utilisation des boutures de racines afin d'explorer la possibilité de disposer de structures méristématiques encore plus simples.

L'introduction des plantes en serre quelques jours avant l'irradiation a provoqué un accroissement considérable des accidents primaires. Ce phénomène n'a pas de conséquences favorables pour la mutagenèse mais il peut avoir de l'intérêt pour des études de radiobiologie et d'ontogenèse.

La suppression des bourgeons visibles est une opération simple qui permet d'éliminer précocement des inflorescences sans devenir végétatif. Elle nous paraît de ce fait souhaitable.

La meilleure dose d'irradiation à retenir n'apparaît pas clairement dans cet essai, puisque la gamme utilisée, de 4 à 7 kR ne fournit pas des taux de mutation significativement différents. D'une façon générale, la dose optimale doit être choisie entre une dose faible qui assure 100 p. 100 de survie mais un faible taux de mutants, et une dose forte avec une fréquence de mutation élevée mais un faible taux de survie (BROERTJES, 1977). Dans le cas du *Weigela* « Eva Suprême », la dose de 7 kR n'a entraîné aucune mortalité, bien qu'elle ait nettement ralenti la vitesse de sortie des rameaux et réduit de 50 p. 100 leur nombre. Elle nous paraît parfaitement compatible avec une bonne survie du matériel et, sur le plan théorique, susceptible d'accroître le taux de mutation.

La meilleure combinaison à retenir nous paraît donc le traitement EA_7.

L'avantage de cette méthode pour une utilisation pratique de la mutagenèse réside principalement dans la simplification des opérations d'isolement des mutants plutôt que dans un taux de mutation élevé. Ce dernier en effet reste très inférieur aux taux extrêmes de 100 p. 100 obtenus pour certains cultivars de pommier (DECOURTYE, 1971). Avec un taux de 4,25 mutants pour 100 boutures, il représente toutefois un progrès sensible par rapport à la méthode utilisée antérieurement, dans laquelle l'isolement de 12 mutants pour 100 bourgeons irradiés entraîne l'observation de 500 boutures (soit 2,40 mutants pour 100 boutures). Mais c'est surtout la multiplication du matériel irradié, nécessaire pour qu'une mutation puisse être reconnue à l'état d'un mutant, qui se trouve grandement facilitée.

Le synchronisme de développement des rameaux permet de prélever sur chaque touffe, à un rythme sensiblement mensuel, une dizaine de boutures homogènes, soit une centaine par m^2 de serre. A partir d'un matériel irradié restreint, on obtient ainsi des effectifs importants pour lesquels les opérations de bouturage, de rempotage, de culture peuvent être groupées, permettant ainsi de bénéficier d'une plus grande efficacité. Par la suite, le jugement des plants à des stades semblables se trouve à la fois plus sûr et plus rapide.

La méthode a toutefois l'inconvénient de nécessiter des touffes âgées de trois ans au moins. Ceci entraîne des échéances assez longues dans la réalisation des programmes. Le matériel à irradier se trouve alors volumineux et lourd; il ne peut être traité avec des appareils de rayonnement à champ restreint.

Nous préparons actuellement le matériel végétal nécessaire pour utiliser cette méthode sur deux variétés de *Weigela* à fleur rouge, « Fiesta » (rouge vif) et « Descartes » (rouge sombre) avec l'objectif d'obtenir des chimères chlorophylliennes bien nettes, capables de dépasser les cultivars panachés actuels, dont la valeur de la floraison est très médiocre.

Reçu pour publication en octobre 1978.

Remerciements

Nos remerciements vont à nos collègues DOMMERGUES et BRUNEAU pour la réalisation des irradiations, ainsi qu'à MM. MARIE et SILVY pour la correction du manuscrit.

Summary

Weigela (*Thunb.*) *improvement by mutagenesis: looking for a method*

When three years old shrubs of *Weigela* (Thunb.) are severely pruned, the collar zone produces large populations of shoots at the same stage of development. Previously irradiated with gamma rays of ^{60}Co, this collar zone will produce a large population of cuttings, easy and cheap to grow, among which screening for mutant will be more efficient.

A factorial experimental design has been used wih the following combinations:

— Pot-plants maintained outdoor (E) compared with pot-plants introduced in the greenhouse a week before irradiation (S).

— Keeping existing buds on the branches (C), compared with suppression of any visible bud (A).

— Doses 0, 4 and 6 kR given at a dose rate of 1 kRh^{-1}. Few plants, out of the design, have been treated to 7 kR.

Numbers of shoots obtained in the different combinations are given figure 2. Production of these shoots along the year is shown figure 3. Figure 4 enhances the high frequency of deformations dues to effects among plants irradiated after they started growth in the greenhouse. Figure 5 gives a clear indication that frequency of primary effects decreases with time, and so does the node level at which they appear.

Table 1 gives the number of mutants obtained at the different dates for the different combinations. Without phenotypic selection of the cuttings, the frequency reaches 4,25 mutants for 100 cuttings. Many mutants are in a periclinal condition, demonstrating that a shoot arising from the collar doesn't originate from one cell. Nevertheless, none has been recognized in a sectorial condition.

The method, together with an increase of mutation rate, is mostly an improvement in handling and labelling of the cuttings. For practical purpose, the combination EA 7 seems worthy to be tried.

Références bibliographiques

BIDABE B., 1963. Contrôle de l'époque de floraison du Pommier par une nouvelle conception de l'action des températures. *C. R. Acad. Agric.*, Fr., **49**, 934-945.

BROERTJES C., 1972. *Use in plant breeding of acute, chronic or fractioned doses of X-rays or fast neutrons as illustrated with leaves of* Saint-paulia. Thesis, Centr. Agric. Publ. Doc., Wageningen, Agric. Res. Rep., 776, 74 p.

BROERTJES C., 1977. In « *Manual on mutation breeding* I.A.E.A., Technical report serie n° 119 », p. 164, 2nd Ed., International Atomic Energy Agency, Vienna.

BROERTJES C. and VAN HARTEN A. M., 1978. *Application of mutation breeding methods in the improvement of vegetatively propagated crops*, Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam, Oxford, New York, 316 p.

GOIC Y., LESAINT Christiane, 1973. La nutrition minérale en horticulture avancée. *Rev. hort.*, 2316, 29-34.

DECOURTYE L., LANTIN B., 1971. Considérations méthodologiques sur l'isolement de mutants provoqués chez le Pommier et le Poirier. *Ann. Amélior. Plantes*, **21** (1), 29-44.

DECOURTYE L., 1978. Utilisation de la mutagenèse pour l'obtention de nouvelles variétés d'arbustes ornementaux. *C. R. Acad. Agric. Fr.* **64** (8). 664-669.

Ann. Amélior. Plantes, 1978, **28** (6), 709-712.

Limites à l'utilisation de toute la variabilité génétique chez l'Oignon (*Allium cepa L.*) et quelques propositions pour les surmonter

B. SCHWEISGUTH

Station de Génétique et d'Amélioration des Plantes,
Centre national de Recherches agronomiques, I.N.R.A.,
78000 Versailles

Résumé

L'Oignon est une espèce possédant une variabilité génétique très importante. C'est aussi une espèce dont les populations sont très étroitement inféodées à leurs zones d'adaptation. Cette caractéristique est une limite très sérieuse à l'utilisation de la variabilité génétique. La sélection en consanguinité aggrave cette situation.

On propose donc une nouvelle manière d'utiliser la variabilité de cette espèce par sélection massale pour l'adaptation soit directement de la population introduite, soit de ses descendances en croisement avec des lignées adaptées.

L'Oignon est une espèce allogame, bisannuelle. Son cycle comprend deux phases très distinctes ayant des exigences climatiques différentes : la formation du bulbe la première année, qui se termine par une période de dormance, la reproduction la deuxième année.

Pour la formation du bulbe, une variété donnée possède une photopériode critique dont la longueur varie un peu selon la température. L'induction florale, qui commence pendant la période de repos du bulbe, puis l'élongation de la hampe florale et la floraison sont sous la seule dépendance de la température, chaque processus ayant ses exigences propres.

Cette physiologie fait que les populations sont assez étroitement inféodées au milieu auquel elles sont adaptées. Or l'Oignon est cultivé du Niger à la Norvège avec, il est vrai, des techniques culturales bien différentes. On imagine donc la variabilité génétique qui peut exister chez cette espèce pour des caractères tels que : exigence photopériodique, précocité de tubérisation et de maturation, dormance du bulbe, résistance à la montée à graines la première année... Il y a, de plus, une variabilité importante pour les caractères apparents ou facilement mesu-

rables du bulbe : forme, couleur, fermeté, teneur en matière sèche, composition des sucres, teneur en principes aromatiques — et lacrymogènes — etc...

La variabilité qui accompagne la dispersion géographique de l'espèce est aussi une limite sévère à l'utilisation de cette variabilité dans un lieu donné.

Le tableau 1 montre ce qui s'est passé à Versailles depuis 1962, dans un programme de sélection où les populations introduites ont été, presque toujours, utilisées directement comme point de départ pour la constitution de lignées.

TABLEAU 1

Évolution du nombre de populations introduites et utilisées dans un programme de sélection d'Oignon

Evolution of the number of populations introduced and used in an onion breeding programme

	Nombre de populations (cultivars ou groupes de cultivars) *Number of populations (cultivars or groups of cultivars)*		
	Introduites et observées depuis 1962 *Introduced and observed since 1962*	Utilisées comme point de départ de lignées *Used as sources of inbred lines*	Représentées par des lignées consanguines en 1976 *Represented by inbred lines in 1976*
Nombre (*Number*) .	75	40	15
P. 100 (*p. 100*) . .	100	53	20

La grande majorité de ces populations provenaient d'une zone de latitude comprise entre les 40e et 55e parallèles Nord.

Le choix des populations utilisées en sélection a été fait surtout sur les caractères d'adaptation et de résistance aux maladies, et très peu sur des caractères du bulbe tels que forme ou couleur — par ailleurs considérés comme très importants dans le choix variétal au niveau du producteur —.

Sur les 3 400 plantes I_0 autofécondées depuis 1962, 50 seulement ont encore une descendance en 1976.

Les éliminations ont été causées par la trop grande tardiveté, la mauvaise aptitude à la conservation des bulbes, la sensibilité au virus, un effet d'inbreeding trop fort...

La variabilité observée à Versailles était donc au départ réduite par rapport à la variabilité totale de l'espèce. Celle utilisée encore plus. Celle qui reste est très minime.

Il n'est évidemment pas question d'utiliser à Versailles toute la variabilité existant dans l'espèce, puisqu'il faut que les populations s'adaptent à nos conditions de milieu. Mais à chaque fois qu'une population est écartée du matériel de sélection pour défaut d'adaptation, ce sont *tous* ses gènes qui sont écartés.

Depuis quelques années j'ai cherché à réagir devant cette situation. Voici ce qui a été entrepris :

1. Sélection massale, en particulier pour l'adaptation, des nouvelles populations introduites, au lieu de l'utilisation directe en autofécondation, ex. : variété « Makoï » (Hongrie) depuis 1973.

2. Création de nouvelles populations par croisements entre des populations intéressantes mais qui se sont révélées inutilisables directement, et des lignées bien adaptées, exemple :

2 sélections « Rijnsburger » × 3 lignées adaptées (1975)

A partir de la F_2 il y aura (en 1978) sélection massale pour adaptation, résistance au virus, etc.

Il s'agit d'introduire dans le pool de nos lignées, un matériel intéressant qui en a été totalement exclu jusqu'à maintenant.

D'autres groupes variétaux sont en cours d'utilisation par le même processus.

Pour l'amélioration des populations je prévois l'utilisation de la sélection massale, qui peut être très efficace chez une espèce où la sélection se fait essentiellement avant la floraison.

Cette sélection sera faite de trois manières différentes :

1) Sélection en un seul lieu, en subdivisant la parcelle en petites unités contenant une centaine de plantes chacune, la sélection étant exercée dans chaque unité séparément.

2) Sélection en deux ou plusieurs lieux, selon le même système de subdivision de la parcelle — système mis en place dans deux lieux avec la population « Makoï », en 1977 —.

3) Sélection inter et intrafamiliale sur descendances demi-frères (maternelle) avec possibilité de répétitions dans chaque lieu.

Dans un deuxième temps, il sera éventuellement fait appel au test-cross ou au test sur descendances d'autofécondation (I_1).

Mais la réponse au problème posé dans le titre de cet article, tient surtout dans la constitution des nouvelles populations en amont du système de sélection récurrente.

Reçu pour publication en août 1979.

Summary

Limits to the use of the full genetic variability in onion (Allium cepa *L.*), *and some propositions to surpass them*

The onion (*Allium cepa* L.) is a species with precise climatic requirements for its growth. Cultivars have relatively narrow area of adaptation. But at the same time it is a species of world-wide cultivation. For that reason it has a very large genetic variability for characters linked with adaptation. It is also very variable for characters like bulb colour, shape and firmness, dry matter content, pungency, etc...

But this variability is difficult to use fully. At Versailles populations were introduced from region comprised between the 40th and the 55th north parallels. About half of them were selected for breeding (selfing); one fith only are still represented by inbred lines (see Table I).

Since 1962, some 3 400 S_0 plants were selfed. Only about 50 of them still have offspring in 1978.

Selfing directly in the introduced populations meant a very drastic reduction of the genetic variability.

New ways must be developped for a better use of the variability of that species.

At Versailles we have started:

1) to use mass selection for better adaptation in some of the populations introduced, instead of direct selfing,

2) to create new populations by crossing ill-adapted populations with well adapted inbred-lines: for example " *Rijnsburger* " cvs (too late in our conditions, and very susceptible to the Onion Yellow Dwarf Virus). Again mass selection will be used with those new populations.

This selection may be done in different ways:

— mass selection in one or several locations, using Gardner's " Grid System ",

— inter and intra half-sib family selection, with mass multiplication of the selected plants.

All these populations feed a scheme of recurrent selection.

Ann. Amélior. Plantes, 1978, **28** (6), 713-720.

Méthodes de notation de l'infection naturelle par la pourriture grise (*Botrytis cinerea* Pers.) sur Tournesol

P. LECLERCQ

Station d'Amélioration des Plantes, I.N.R.A.
Centre de Recherches de Clermont-Ferrand
Domaine de Crouelle, 63100, Clermont-Ferrand

Résumé

En essayant 22 méthodes de notation d'infection naturelle par *Botrytis cinerea*, basées, avec 2 dates différentes, sur des pourcentages de plantes malades ou sur des diamètres de taches à la surface des capitules, on a mis en évidence l'intérêt de la notation : pourcentage de plantes malades au 1er-9 septembre.

Buts et méthodes

En tant que sélectionneur, il nous appartient de juger les variétés pour la sécurité qu'elles apportent face à un grave danger : la Pourriture grise du capitule, due à *Botrytis cinerea*. Cette maladie cause des pertes de rendement directes, et aussi des pertes indirectes à la suite de l'hydrolyse partielle de l'huile, qui augmente, par l'apparition d'acides gras libres, le taux d'acidité. A son tour, ce taux d'acidité, que les responsables industriels doivent réduire avant de livrer l'huile à la consommation, provoque des pertes de valeur marchande, se traduisant au niveau du cultivateur par des réfactions de prix peu encourageantes.

Notre méthode actuelle consiste à compter, sur un effectif parcellaire de 80 à 100 plantes, le nombre de plantes atteintes de *Botrytis*, une plante étant considérée comme atteinte si elle montre, sur la face non fleurie du capitule, une tache de *Botrytis* d'au moins 1 cm de diamètre (tache brune avec ou sans fructifications). Ces taches brunes sont parfois en contact avec les bractées, parfois isolées des bractées : dans le premier cas nous ne distinguons pas les infections par leur origine (fleurons ou bractées). Nous ne prenons pas en compte les taches qui sont visibles

seulement du côté fleuri, sans avoir traversé le capitule, car il s'agit souvent alors d'infections superficielles concernant surtout les pièces florales, et n'impliquant pas de pertes économiques (fructifications seules visibles).

Nous faisons nos observations le plus tard possible (1 à 3 jours avant la récolte), de façon que les dégâts causés par le *Botrytis* apparaissent, à la lecture, les plus importants possibles, pour prendre en compte le maximum de sensibilité lisible au niveau de chaque variété.

Nous nous sommes interrogés sur la valeur de cette méthode, et avons voulu la comparer à 21 autres méthodes rapides, avec 2 critères de choix entre méthodes :

1) la corrélation entre la lecture et la perte économique,

2) la possibilité de distinguer statistiquement les variétés.

Ces 2 critères sont, dans une certaine mesure contradictoires, car la prise en compte d'une perte économique maximale suppose la pourriture complète de tous les capitules, ce qui ne permet plus la distinction des variétés.

Ainsi, pour une maladie d'évolution assez comparable (quoique plus précoce dans le temps), le *Sclerotinia*, on peut observer 2 courbes de mortalité sur tiges (voir fig. 1 et TOURVIEILLE DE LABROUHE, LECLERCQ, 1973).

Il est clair que la perte économique sera la plus grande le 31-8, mais que la distinction entre variété sensible et variété tolérante sera la plus nette le 26-8.

Observations

Nous avons mesuré, par capitule, la somme des diamètres des taches de *Botrytis* sur la face non fleurie le 1er septembre pour 15 variétés, à raison de 3 parcelles par variété (essai bloc). Il s'agit du diamètre cumulé, une tache de, par exemple, 13 cm de diamètre étant considérée comme égale à la somme d'une tache de 6 cm et d'une tache de 7 cm sur le même capitule. A partir d'un seul capitule par parcelle, on obtient 1 D 1 (le 1er septembre, diamètre cumulé moyen sur 1 capitule par parcelle). De même 1 D 2 signifie : au 1er septembre, diamètre cumulé moyen par capitule pour 2 capitules par parcelle, etc. 1 D 1 correspond donc à la moyenne de 3 capitules, 1 D 2 de 6 capitules, etc.

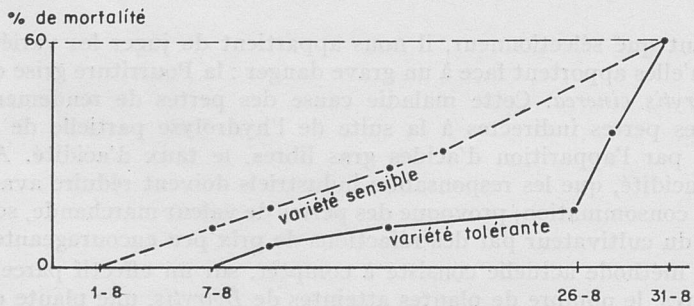


FIG. 1. — *Pourcentage de mortalité sur tiges due au Sclerotinia en fonction du temps*

Comme nous nous intéressons à la distinction des variétés, et non à la distinction des répétitions d'une même variété, nous avons, pour chaque caractère, conservé un seul chiffre, moyen, par variété. A partir de F de la regression, on a

tiré r significatif à 0,05 p. 100 $= \dfrac{F\ 0{,}05}{n - 2 + F\ 0{,}05} = 0{,}51$

r significatif à 0,01 p. 100 $= \dfrac{F\ 0{,}01}{n - 2 + F\ 0{,}01} = 0{,}64$

Nous disposons des 10 valeurs 1 D 1 à 1 D 10, et des 10 valeurs 15 D 1 à 15 D 10 (15 D 10 étant, lors d'une observation du 15 septembre, la moyenne par capitule des diamètres cumulés pour 10 capitules par parcelle).

De plus, nous avons conservé notre lecture habituelle : 15 P (le 15 septembre, pourcentage de plantes ayant au moins 1 tache d'au moins 1 cm, sur un effectif de 80 à 100 plantes), et enregistré 1 P (même pourcentage, à la lecture du 1er septembre).

Corrélation entre la lecture et la perte économique

Nous avons considéré 15 D 10 comme la meilleure estimation de la perte économique due au Botrytis dans notre essai, et avons calculé les corrélations entre 15 D 10, d'une part et les 21 autres mesures d'autre part.

Nous avons considéré 15 D 10 comme un indice de sensibilité au Botrytis, plutôt que comme un indice de précocité, car la corrélation entre 15 D 10 et l'humidité du grain à la récolte n'est pas significative (récolte effectuée le même jour pour toutes les variétés).

r entre 15 D 10 et 15 P $= 0{,}74$
r entre 15 D 10 et 1 P $= 0{,}88$

Le diamètre cumulé moyen sur 10 capitules au 15 septembre est moins fortement corrélé avec le pourcentage d'attaque au 15 septembre qu'avec le pourcentage d'attaque au 1er septembre. Cette différence arithmétique est-elle significative?

Passons par les valeurs transformées z soit z_1 correspondant à la corrélation r_1 entre 1 P et 15 D 10.

z_2 correspondant à la corrélation r_2 entre 15 P et 15 D 10 :

$z_1 - z_2 = 1{,}376 - 0{,}950 = 0{,}426$

$$\sigma(z_1 - z_2) = \sqrt{\frac{1}{12} + \frac{1}{12}} = \sqrt{\frac{1}{6}} = 0{,}408$$

La différence entre r_1 et r_2 n'est pas significative :

r entre 15 D 10 et 15 D 9 $= 1{,}00$ HS
15 D 8 $= 0{,}99$ HS
15 D 7 $= 0{,}98$ HS
15 D 6 $= 0{,}96$ HS
15 D 5 $= 0{,}91$ HS
15 D 4 $= 0{,}87$ HS
15 D 3 $= 0{,}82$ HS
15 D 2 $= 0{,}77$ HS
15 D 1 $= 0{,}56$ S

1 D 10 = 0,89 HS
1 D 9 = 0,86 HS
1 D 8 = 0,86 HS
1 D 7 = 0,87 HS
1 D 6 = 0,85 HS
1 D 5 = 0,83 HS
1 D 4 = 0,82 HS
1 D 3 = 0,78 HS
1 D 2 = 0,76 HS
1 D 1 = 0,75 HS

Distinction entre variétés

Ayant effectué pour chacune des 22 méthodes une analyse de variance à 15 variétés et 3 répétitions, le F variétés nous permet de savoir dans quelle mesure chaque caractère permet de distinguer les variétés :

	F variétés	F à $n_1 = 14$ seuil 0,05	$n_2 = 28$ seuil 0,01
15 P	6,25 HS	2,06	2,80
15 D 10	2,93 HS		
15 D 9	3,22 HS		
15 D 8	2,87 HS		
15 D 7	2,68 S		
15 D 6	2,93 HS		
15 D 5	1,89 NS		
15 D 4	1,99 NS		
15 D 3	2,05 NS		
15 D 2	1,88 NS		
15 D 1	1,15 NS		
1 P	16,54 HS		
1 D 10	7,64 HS		
1 D 9	8,40 HS		
1 D 8	9,15 HS		
1 D 7	7,28 HS		
1 D 6	7,09 HS		
1 D 5	5,58 HS		
1 D 4	5,00 HS		
1 D 3	5,21 HS		
1 D 2	4,01 HS		
1 D 1	2,34 S		

Les variétés se distinguent beaucoup mieux par les notations du 1er septembre que par celles du 15 septembre quel que soit le caractère mesuré, pourcentage de plantes atteintes, ou diamètre cumulé par capitule pour un nombre quelconque de capitules. En passant de 6 capitules par parcelle à 10 capitules par parcelle

N° de variété	1 P (p. 100)			Moyenne	15 P (p. 100)	1 D 10 (cm)	15 D 10 (cm)
	R_1	R_2	R_3				
2	38	31	31	34	35	5,3	10,0
3	47	43	49	46	50	13,0	13,0
7	36	29	29	31	49	2,5	6,6
9	14	13	4	10	28	1,6	4,1
12	43	40	29	38	53	3,2	8,1
18	27	3	21	17	25	0,7	1,6
26	8	13	6	9	21	0,4	2,7
41	9	3	5	6	17	1,0	5,2
43	39	26	36	34	58	5,2	7,7
44	28	21	28	26	40	3,5	6,3
45	12	26	24	21	35	2,9	6,1
46	23	9	9	14	21	1,2	2,1
47	49	39	47	45	59	4,5	9,2
48	28	34	45	35	49	3,1	6,6
49	48	56	53	52	56	8,4	13,7
Moyenne	30	26	28	27,9	39,8	3,8	6,8

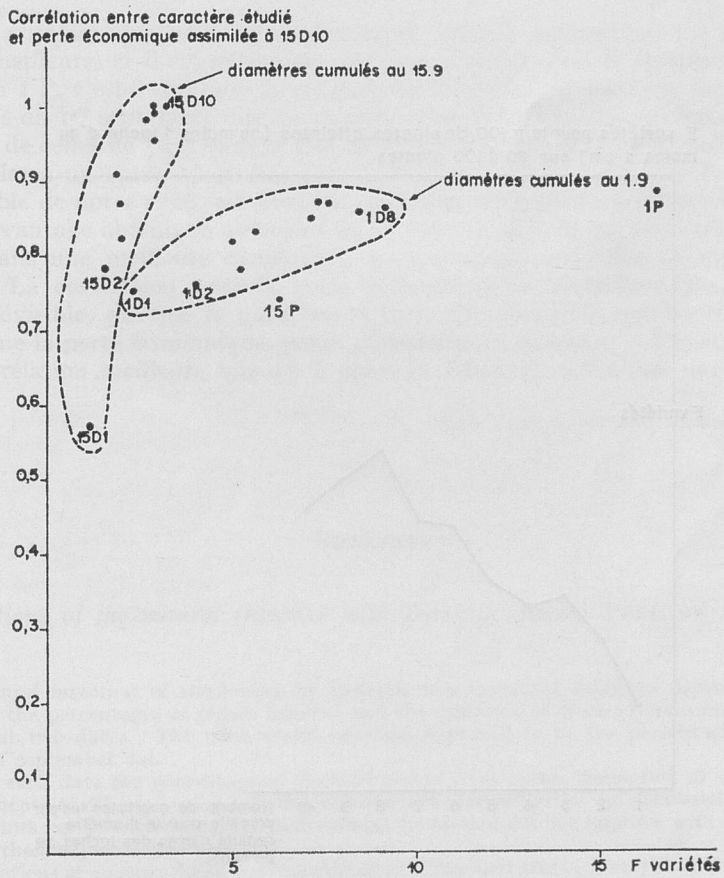


FIG. 2. — *Corrélation entre le caractère étudié et les pertes économiques assimilées à 15 D 10*

(3 parcelles par variété) il semble qu'on n'améliore pas la distinction des variétés (fig. 3 et 4).

Pour distinguer les variétés : 1 P est le meilleur caractère, puis 1 D 10 à 1 D 6, puis 15 P.

Si nous disposons sur un graphique (fig. 2) les F variétés en abscisse, les corrélations avec 15 D 10 en ordonnée, les caractères les plus utilisables pour le sélectionneur seront disposés en haut et à droite du graphique. Le caractère 1 P paraît nettement le meilleur si l'on considère l'ensemble des 2 critères : corrélation avec la perte économique et distinction des variétés.

Nous portons ci-contre les valeurs de 1 P pour les 3 répétitions et par variété 15 P, ainsi que le diamètre cumulé moyen par capitule le 1er septembre et le 15 septembre : 1 D 10 et 15 D 10.

Les figures 3 et 4 nous montrent :

1° que les notations du 1er septembre sont toujours plus discriminantes que celle du 15 septembre pour une même méthode de lecture;

2° que le pourcentage de plantes atteintes est toujours plus discriminant que les mesures des diamètres de taches de Botrytis pour une même date.

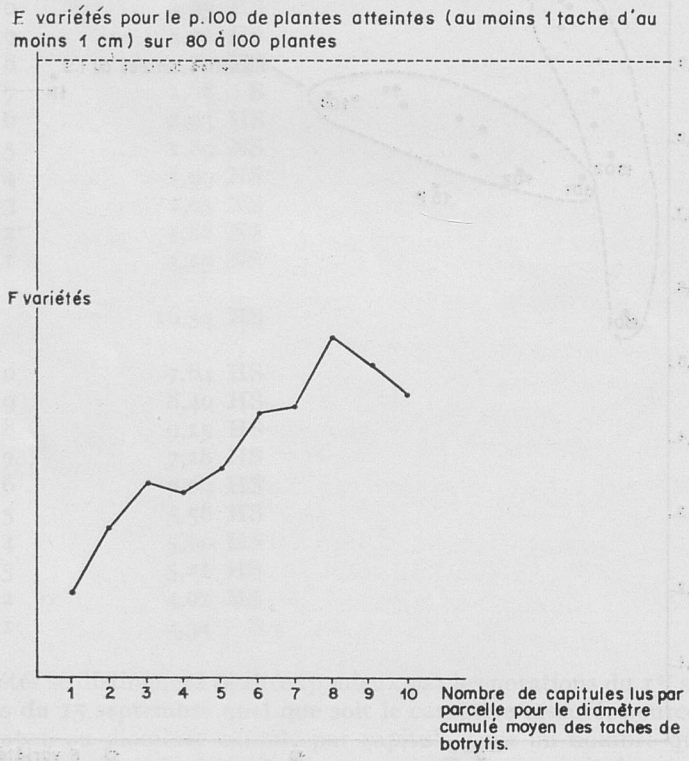


FIG. 3. — *Observations de* Botrytis *le 1er septembre*

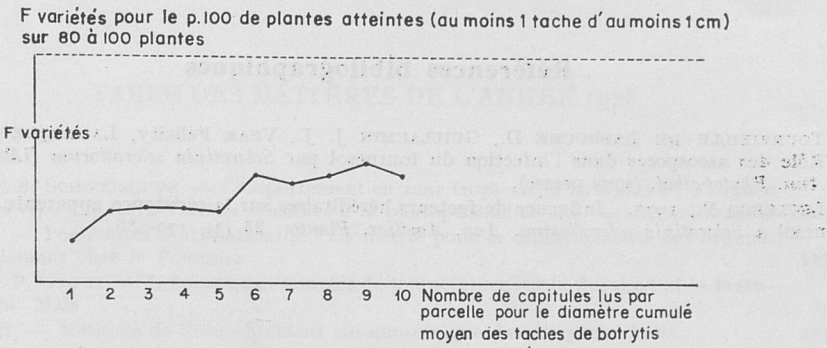


FIG. 4. — *Observations de* Botrytis *le 15 septembre*

Discussion

La notation que nous avons pratiquée jusqu'à aujourd'hui (= 15 P) n'est pas la meilleure, et il est nécessaire que dans l'avenir nous la remplacions par la notation 1 P, c'est-à-dire que la notation de fréquence de Botrytis doit être faite plus près du 1er septembre que du 15 septembre, si les conditions climatiques sont proches de celles de 1977 dans le Puy de Dôme. On observe que les notations sont plus utiles à un stade où le diamètre cumulé moyen des taches de Botrytis, sur l'ensemble de notre essai, est de 4 cm, que plus tard, pour un diamètre de 7 cm.

L'avantage obtenu en avançant de 15 jours la date de notation réside uniquement dans une meilleure distinction des moyennes variétales (F variétés plus grand). La corrélation avec la perte économique ne s'améliore pas, comme il était prévisible, puisque la notation 15 D 10 est considérée comme représentant elle-même la perte économique. Assez curieusement pourtant, 1 P a avec 15 D 10 une corrélation meilleure que 15 P mais la différence n'est pas significative.

Reçu pour publication en mars 1978.

Summary

Notations of the natural infection with Botrytis cinerea PERS. *on sunflower*

Natural infection of sunflowers by Botrytis was measured using 22 different methods, based on the percentages of plants infected and the diameter of diseased areas on the capitula surface, at two dates. The most useful notation appeared to be the percentage of diseased plants on september 1st.

For each date the percentage of diseased plants gives better distinction of varieties than measurements of diseased areas. If the diameters of diseased areas are measured on from one to ten plants per plot, it was found that varietal distinction did not improve with measurement of more than 6 plants per plot.

Notations at an early stage (average diameter of diseased area = 4 cm) gives better varietal distinction than late notations (average diameter of diseased area = 7 cm).

Références bibliographiques

TOURVIEILLE DE LABROUHE D., GUILLAUMIN J. J., VEAR Felicity, LAMARQUE Claudine. Rôle des ascospores dans l'infection du tournesol par *Sclerotinia sclerotiorum* (Lib) De By. *Ann. Phytopathol.* (sous presse).

LECLERCQ P., 1973. Influence de facteurs héréditaires sur la résistance apparente du Tournesol à *Sclerotinia sclerotiorum*. *Ann. Amélior. Plantes*, **23** (3), 279-286.

Ann. Amélior. Plantes, 1978, **28** (6), 721-724.

TABLE DES MATIÈRES DE L'ANNÉE 1978

G. Anais et B. Schweisguth. — Comportement en zone tropicale, d'hybrides F_1 d'Oignon (*Allium cepa* L.) entre variétés sensibles à la photopériode et une variété indifférente 223

B. Bidabé. — Possibilités d'utilisation de l'allométrie pour la différenciation des organes en croissance chez le Pommier 113

D. Bloc, J. P. Gouet. — Influence des sommes de température sur la floraison et la maturité du Maïs 89

A. Bouquet. — Méthode de dénombrement chromosomique dans le genre *Vitis*. 251

Françoise Bourgeois, Françoise Dosba et G. Douaire. — Analyse et identification des translocations réciproques présentes chez le géniteur V.P.M. et les variétés « Marne » « Moisson » et « Roazon ». 411

C. Brian. — Interprétation statistique des essais « deux voies » : décomposition factorielle des résidus et étude de la structure des interactions 395

A. Carbonneau, P. Casteran et Ph. Leclair. — Essai de détermination en biologie de la plante entière, de relations essentielles entre le bioclimat naturel, la physiologie de la Vigne et la composition du raisin. Méthodologie et premiers résultats sur les systèmes de conduite 195

Yvonne Cauderon, J. C. Autran, Ph. Joudrier, K. Kobrehel. — Identification de chromosomes d'*Agropyron intermedium* impliqués dans la synthèse des gliadines, des β-amylases et des peroxydases à l'aide de lignées d'addition Blé × *Agropyron*. . . . 257

A. Cornu. — Destinée de la mutation induite chez les plantes supérieures. 675

H. Damavandy, R. Bernhard, Ch. Grasselly. — Étude des possibilités de production d'hybrides F_1 intra- et interspécifiques chez le sous-genre *Amygdalus*. III. — Aptitudes particulières des pêchers mâle-stériles 61

L. Decourtye. — Amélioration du *Weigela* par mutagenèse : recherche d'une méthode . 697

M. Derieux. — Étude de quelques facteurs d'adaptation du maïs aux conditions climatiques du Nord de la France. 529

M. Derieux et Y. Montalant. — Résultats d'un cycle de sélection généalogique pour la teneur en protéines du grain de Maïs. 463

A. Deshayes. — Mutagenèse et recombinaison 231

D. Dhorne, P. Grignac. — Étude de la variabiliié des caractères liés à la qualité du grain chez l'Avoine (*Avena sativa* L.). 127

Françoise Dosba, G. Doussinault. — Création de lignées de Blé présentant les caractéristiques agronomiques favorables d'*Aegilops ventricosa*. 27

G. Doussinault, G. Douaire. — Analyse d'un croisement diallèle chez le blé tendre pour l'étude de la résistance au piétin-verse (*Cercosporella herpotrichoides*) FRON 479

H. S. Easton. — A comparative study of genetic effects in isogenic diploid and tetraploid plants of *Festuca pratensis* Huds. II. — Leaf elongation and seedling growth studies. (Étude comparative d'effets génétiques chez des plantes diploïdes et tétraploïdes isogéniques de *Festuca pratensis* Huds. II. — Croissance de jeunes plantules et élongation des feuilles) 609

H. S. Easton. — A comparative study of genetic effects in isogenic diploid and tetraploid plants of *Festuca pratensis* Huds. III. — A theoretical model. (Étude comparative des effets génétiques chez des plantes diploïdes et tétraploïdes isogéniques de *Festuca pratensis* Huds. III. — Un modèle théorique). 623

R. Écochard, M. Denuc et P. Aussel. — Développement phasique et productivité du Soja : étude variétale 351

C. Foury, F. Martin, M. Imperiali. — Remarques sur la production de semences d'Artichaut (*Cynara scolymus* L.). 45

A. Gallais. — Quelques réflexions sur les modèles actuels de la génétique quantitative et sur leur place en amélioration des plantes. 141

A. Gallais. — Amélioration des populations, méthodes de sélection et création de variétés. II. — Le concept de valeur variétale de génotypes et ses conséquences pour la sélection récurrente 269

A. Gallais. — Amélioration des populations, méthodes de sélection et création de variétés. III. — Bases théoriques pour l'étude de la sélection récurrente réciproque 637
J. Gasquez, J. P. Compoint, G. Barralis, R. Chadoeuf, J. P. Lonchamp. — Essai de taxonomie d'une espèce adventice annuelle : *Polygonum aviculare* s.l. 567
Ch. Grasselly. — Observations sur l'utilisation d'un mutant d'Amandier à floraison tardive dans un programme d'hybridation 685
P. Grignac, J. Poux, A. Tomas. — Comparaison de différentes méthodes de sélection utilisées pour l'amélioration des variétés de Blé 341
P. Jacquard, P. Rotili, L. Zannone. — Les interactions génotype × milieu biologique : analyse diallèle des aptitudes à l'association entre populations de Trèfle violet 309
J. Jadas-Hécart, M. Gillet. — Note sur les caractères agronomiques des hybrides entre Fétuques élevées (*Festuca arundinacea* SCHREB) européennes et méditerranéennes avant et après doublement. Effets de la sélection dans les amphidiploïdes 501
R. Laissus. — Évolution de la flore d'une prairie permanente normande, exploitée selon 3 rythmes de coupe et recevant 4 niveaux de fumure azotée, après la sécheresse exceptionnelle de 1976 11
J. C. Latché, G. Viala, J. Calmès, C. Cavalié. — Étude comparative du métabolisme photorespiratoire chez différentes variétés de Soja 77
H. Laterrot, R. Brand, Marie-Christine Daunay. — La résistance à *Corynebacterium michiganese* chez la Tomate. — Étude bibliographique 579
P. Leclercq. — La mutation « condensé » chez le Tournesol 447
P. Leclercq. — Méthodes de notation de l'infection naturelle par la pourriture grise (*Botrytis cinerea* Pers.) sur Tournesol 713
J. M. Legave. — Quelques aspects de nécroses florales avant la floraison chez l'Abricotier 333
J. M. Legave. — Essai d'interprétation de nécroses florales avant la floraison chez l'Abricotier en relation avec une étude des besoins en froid des bourgeons pour la levée de dormance 593
L. Marchais. — Une analyse génétique chez le petit mil pénicillaire à l'aide de la distance R de Hanson et Casas 165
Françoise Person, G. Doussinault. — Influence de la température et des caractères des races d'*Heterodera avenæ* WOLL sur la validité d'un test en conditions contrôlées, utilisable en sélection des céréales 513
Jacqueline Philouze. — Comparaison des effets des gènes *j* et *j-2* conditionnant le caractère « jointless » chez la Tomate, et relations d'épistasie entre *j* et *j-2* dans des lignées de même type variétal 431
C. Planchon et D. Vignes. — Étude de la transpiration et de la régulation stomatique de deux variétés de soja (*Glycine max.* L. Merrill), conséquences relatives à la création de types à exigences en eau réduites 149
Ch. Poisson. — Espèces et spéciation 493
R. Prieur, R. Cousin. — Contribution à la mise au point d'une technique de sélection pour la résistance au froid des Pois d'hiver 157
R. Rivoal, Françoise Person, G. Caubel, C. Scotto la Massese. — Méthodes d'évaluation de la résistance des céréales au développement des nématodes : *Ditylenchus dipsaci*, *Heterodera avenae* et *Pratylenchus* spp. 371
Y. Savidan. — L'apomixie gamétophytique chez les Graminées et son utilisation en Amélioration des Plantes 1
P. G. Schoch, A. Silvy. — Méthode simple de numération des stomates et des cellules de l'épiderme des végétaux 455
B. Schweisguth. — Limites à l'utilisation de toute la variabilité génétique chez l'Oignon (*Allium cepa* L.) et quelques propositions pour les surmonter 709
Felicity Vear. — Réaction de certains génotypes de Tournesol résistants au Mildiou (*Plasmopara helianthi*) au test de résistance sur plantule 327
D. de Vienne. — Variabilité chez une espèce tétraploïde : analyse isoenzymatique et biométrique du pollen de quelques familles apparentées de Luzerne 289
G. Wricke, W. E. Weber. — Number of lines for synthetic varieties in rye (Nombre de lignées entrant dans les variétés synthétiques de Seigle) 667
Informations 139, 475
Chronique des livres 477

CONTENTS OF YEAR 1978

G. Anais, B. Schweisguth. — Behavior in the tropics of F_1 hybrids between sensitive and indifferent to daylength onion (*Allium cepa* L.) varieties 223
B. Bidabé. — Use of allometry for the differentiation of growing organs in the Apple tree 113
D. Bloc, J. P. Gouet. — Influence of accumulated heat units on maturity in Maize 89
A. Bouquet. — Description of a counting method for chromosomes in *Vitis* 251
Françoise Bourgeois, Françoise Dosba, G. Douaire. — Analysis and identification of the interchanges in the genitor V.P.M. and the cultivars « Marne », « Moisson » and « Roazon » 411
C. Brian. — Statistical analysis of two-way tables: factorial decomposition of residual variation and interaction analysis 395
A. Carbonneau, P. Casteran, Ph. Leclair. — Attempt to define, by the whole plant biology, essential relationships between natural bioclimate, vine physiology and grape composition. Methodology and first results on trainins systems 195
Yvonne Cauderon, J. C. Autran, Ph. Joudrier, K. Kobrehel. — Identification of *Agropyron intermedium* chromosomes involved in the gliadin β-amylase and peroxydase synthesis by means of wheat × *Agropyron* disomic addition lines 257
A. Cornu. — Fate of induced mutations in higher plants with special emphasis on sexually reproducing species 675
H. Damavandy, R. Bernhard, Ch. Grasselly. — Studies on production of seeds from intra- and interspecific F_1 hybrids in the subgenus *Amygdalus*. III. — Natural dispositions of the male sterile Peach cultivars 61
L. Decourtye. — *Weigela* (Thunb.) improvement by mutagenesis: looking for a method 697
M. Derieux. — Maize adaptation to the climatic conditions of Northern France 529
M. Derieux, Y. Montalant. — Results of one cycle of pedigree breeding for protein content of maize grain 463
A. Deshayes. — Mutagenesis and recombination 231
D. Dhorne, P. Grignac. — Variability of characteristics linked to the grain quality in Oats 127
Françoise Dosba, G. Doussinault. — Obtention of wheat lines with favourable agronomical characteristics of *Aegilops ventricosa* 27
G. Doussinault, G. Douaire. — The resistance to eyespot disease (*Cercosporella herpotrichoides*, FRON) in bread wheat: diallel analysis 479
H. S. Easton. — A comparative study of genetic effects in isogenic diploid and tetraploid plants of *Festuca pratensis* Huds. II. — Leaf elongation and seedling growth studies 609
H. S. Easton. — A comparative study of genetic effects in isogenic diploid and tetraploid plants of *Festuca pratensis* Huds. III. — A theoretical model 623
R. Écochard, M. Denuc, P. Aussel. — Phase development and yielding capacity in soybean varieties 351
C. Foury, F. Martin, M. Imperiali. — Some observations on the seed production of globe artichoke (*Cynara scolymus* L.) 45
A. Gallais. — Some comments on present models in quantitative genetics and on their place in plant breeding 141
A. Gallais. — Population improvement, breeding methods and creation of varieties. II. — concept of genotypic varietal ability and consequences for recurrent selection 269
A. Gallais. — Population improvement, breeding methods and creation of varieties. III. — Theoretical bases for reciprocal recurrent selection 637
J. Gasquez, J. P. Compoint, G. Barralis, R. Chadoeuf, J. P. Lonchamp. — Trends in annual weed taxonomy: *Polygonum aviculare* s.l. 567
Ch. Grasselly. — Use of a very late blooming mutant of almond in a breeding program 685
P. Grignac, J. Poux, A. Tomas. — Comparison of pedigree, bulk and single seed descent methods in wheat breeding for productivity 341

P. Jacquard, P. Rotili, L. Zannone. — Interactions between genotype and biological environment: diallel analysis of mixture abilities amongst populations of red clover. . 309
J. Jadas-Hecart, M. Gillet. — Note on agronomic characters of hybrids between european and mediterranean tall fescue (*Festuca arundinacea* SCHREB) before and after doubling chromosome number. Effect of selection within amphidiploids . . . 501
R. Laissus. — Effect of a severe drought on the botanical composition of grassland. . . . 11
J. C. Latché, G. Viala, J. Calmes, G. Cavalie. — Comparative study of photorespiratory metabolism in soybean (*Glycine max* (L.) Merr) varieties. 77
H. Laterrot, R. Brand, Marie-Christine Daunay. — Resistance to *Corynebacterium michiganense* in tomato —Litterature study. 579
P. Leclercq. — The « condensed » mutation in sunflower. 447
P. Leclercq. — Notation of the natural infection with *Botrytis cinerea* Pers. on Sunflowers 713
J. M. Legave. — Some aspects of flower necroses before blooming on Apricot tree (*Vote*). 333
J. M. Legave. — Attempt at understanding of flower necroses before blooming on Apricot tree in relation to a study of chilling requirements for breaking dormancy 593
L. Marchais. — The use of Hanson and Casas « R » distance to analyse genetically nine inbred lines of Pearl Millet 165
Françoise Person, G. Doussinault. — Influence of temperature, agressivity and virulence of races of *Heterodera avenae* WOLL, on the construction of a test in controlled conditions usable in cereals resistance breeding. 513
Jacqueline Philouze. — Comparison of the effects of the *j* and *j-2* genes responsible for the jointless character in Tomato, and epistatic relationship between *j* and *j-2* in lines of the same varietal type. 431
C. Planchon, D. Vignes. — Transpiration and stomatal regulation in two soybean cultivars (*Glycine max* (L.) Merr.) 149
Ch. Poisson. — Species and speciation. 493
R. Prieur, R. Cousin. — A technique for testing cold resistance of Winter Pea in growth room 157
R. Rivoal, Françoise Person, G. Caubel, C. Scotto la Massese. — Testing methods to evaluate cereal resistance against *Ditylenchus dispaci*, *Heterodera avenae* and *Pratylenchus* spp 371
Y. Savidan. — Gametophytic apomixis in the Gramineae and its use in plant breeding. . 1
P. G. Schoch, A. Silvy. — A simple method for counting stomata and cells of plant enticles 455
B. Schweisguth. — Limits to the use of the full genetic variability in onion (*Allium cepa* L.) and some propositions to surpass them. 709
Felicity Vear. — Reaction of some sunflower genotypes to a seedling test of resistance to downy mildew (*Plasmopara helianthi*). 327
D. de Vienne. — Variability of a tetraploid species: isoenzymatic and biometric analysis of pollen of some consanguineous Alfalfa families. 289
G. Wricke, W. E. Weber. — Number of lines for synthetic varieties in rye 667
Informations 139, 475
Book reviews 477

RECOMMANDATIONS AUX AUTEURS

Le manuscrit doit être dactylographié sur papier format 21 × 29,7, avec un double interligne, au recto seulement. Chaque page sera numérotée et des feuilles *séparées* seront utilisées pour les références bibliographiques, les tableaux, les légendes des figures et graphiques, etc.

Au début de chaque mémoire, on indiquera : — *le titre courant* pour les hauts de pages devra être fourn en 40 signes au maximum; — *le titre du mémoire ;* il ne devra pas comporter d'abréviations ni de formules chimiques (sauf pour les isotopes); — *le nom des auteurs,* précédé des initiales du prénom pour les hommes, du prénom complet pour les femmes; — *le nom des techniciens* ayant collaboré à l'étude relatée, précédé de la mention : avec la collaboration technique de...; — *le nom de l'établissement,* dans lequel ont été effectuées les recherches et son adresse.

Les mémoires seront rédigés, autant que possible, d'après le plan ci-dessous :
a) *résumé* (250 mots max.) suffisamment précis pour que sa lecture renseigne sur la nature du travail et son importance; b) *introduction* dans laquelle on indique l'objet des recherches entreprises en relation avec les travaux déjà effectués dans le domaine; c) *techniques expérimentales et matériel utilisé,* en donnant, sous une forme concise, tous les détails nécessaires pour que le lecteur puisse répéter les expériences; d) *résultats,* à présenter de la manière la plus brève possible; e) *discussion et conclusion*; f) *titre et résumé* en anglais ou destinés à être traduits en anglais comportant une analyse *complète* de l'articie; g) *remerciements* pour les collaborateurs, les fonds, les dons...; h) *références bibliographiques.*

Les travaux originaux en anglais doivent présenter la même composition que les mémoires rédigés en français, mais ils comportent obligatoirement un résumé français *très complet.* Les figures, graphiques, tableaux et photographies seront sous-titrés en français.

Pour les autres documents (notes, mises au point, revues, rapports, etc.) l'auteur devra suivre un plan logique et le mettre en évidence par une titration appropriée.

Les références bibliographiques doivent être citées dans le texte de la manière suivante (Dupont et Duval, 1954). Lorsque la référence comporte plus de trois auteurs, seul le premier auteur sera mentionné, suivi de *et al.* A la fin de l'article, les références constituant la bibliographie doivent être citées par ordre alphabétique des noms d'auteurs, et par ordre de dates pour un même auteur.

Pour les articles : le (s) nom (s) de (s) auteur (s) suivis (s) des initiales du (des) prénom (s); la date de parution de l'article; le titre de l'article (dans la langue originale pour l'allemand, l'anglais, l'italien, l'espagnol et en français dans tous les autres cas, avec indication entre parenthèses de la langue d'origine, sauf si l'auteur étranger a sous-titré dans l'une des quatre langues menntionnées); le titre du périodique en abrégé, selon la *World List of Scientific Periodicals,* ou le *Bulletin Signalétique du C. N. R. S.*; le volume; la première et la dernière page de l'article.

Pour les ouvrages : le nom de l'auteur avec les initiales du prénom; la date de l'édition; le titre complet de l'ouvrage dans la langue originale, sans abréviations (pour les langues utilisant des alphabets autres que l'alphabet latin, la traduction du titre sera donnée entre parenthèses, avec mention de la langue d'origine); le volume; la première et la dernière page du paragraphe se rapportant aux résultats discutés, et, si l'on cite l'ouvrage en entier, le nombre de volumes et le nombre total de pages; le numéro de l'édition s'il y en a plusieurs; le nom de l'éditeur; le lieu de l'édition. Si l'ouvrage est collectif, on indiquera en plus le nom de l'auteur du chapitre cité, le nom des rédacteurs principaux, précédé de la mention « in », le titre de l'ouvrage.

La mention de « communications personnelles » ou « données non publiées » etc. doit être faite entre parenthèses. Lorsque l'auteur a relevé une référence dans une revue d' « Abstracts », le mentionner à la fin de la référence, entre parenthèses.

Les tableaux, dessins, graphiques, cartes, photographies, doivent être fournis à part. Les tableaux et figures doivent faire l'objet de deux numérotations distinctes, en chiffres arabes l'une et l'autre.

Les auteurs peuvent disposer leurs tableaux soit dans le sens de la largeur de la revue, soit dans le sens de la longueur. Dans le sens de la largeur, le total des signes et des espaces disponibles est de 100. Dans le sens de la longueur, il est de 155. Les tableaux en longueur, c'est-à-dire ceux pouvant disposer de 155 signes, ne seront admis que s'ils comprennent plus de 8 lignes de chiffres, de manière qu'une page entière de la revue ne soit pas occupée par un tableau très long et très étroit. Les graphiques ne doivent pas faire double emploi avec les tableaux.

Les légendes et les énoncés des graphiques et dessins doivent être dactylographiés sur une même feuille séparée et porter les numéros des figures.

Les graphiques, schémas, cartes, dessins d'appareils seront envoyés soit *à l'état définitif* soit *à l'état de projets,* leur exécution définitive étant confiée au Bureau de Dessin de l'I. N. R. A. Seules deux réductions à l'impression sont admises : *soit* × 0,5, *soit* × 0,25.

Il est rappelé que le format utile des *Annales* est : 12,5 × 19 cm; ces dimensions ne doivent pas être dépassées.

Photographies : Il est recommandé de fournir des épreuves bien contrastées sur papier blanc, et de préférence en format 9 × 12. Si les photographies doivent être associées pour constituer des planches, on adoptera les normes suivantes : 2 photos : 9 × 12; 4 photos : 9 × 5,5; 6 photos : 5,5 × 5,5. Dans ce cas chaque photo devra porter un numéro en chiffres arabes visible après clichage.

Les légendes des photographies doivent être dactylographiées sur une même feuille séparée et porter les numéros des figures.

Il est demandé d'indiquer sur le manuscrit, dans la marge, en regard du texte, l'emplacement souhaité des tableaux et figures.

Envoi du manuscrit : M. Rives, I.N.R.A., 11, rue Jean-Nicot 75007 Paris, France. On demande trois exemplaires.

Correction des épreuves : les épreuves que les auteurs recevront à corriger sont à retourner, après correction à Mme Mandon, Station de Génétique et d'Amélioration des Plantes, C.N.R.A., 78000 Versailles.

MINISTÈRE DE L'AGRICULTURE
I. N. R. A.
Centre de Recherches de RENNES
DES PLANTES
B.P. 29 - 35650 LE RHEU
Tél. : (99) 00.71.92

Le Directeur de la publication: M.-L. CAGNAC

F.D. Imprimerie Alençonnaise, rue Édouard-Belin, 61002 Alençon

Dépôt légal: 1er trimestre 1979. N° d'impression: 90.697

CPPAP n° 26633